

# Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en forêt guyanaise

**Présentée par Philippe Birnbaum**

**pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Paris VI**

**Soutenue le 20 juin 1997**

*devant le jury composé de :*

M. Patrick BLANC, CNRS  
M. Jean BROUTIN, Professeur Université Paris VI  
M. Guy CABALLE, EPHE  
M. Jean-Louis GUILLAUMET, ORSTOM  
M. Jean-Pierre PASCAL, CNRS  
M. Daniel SABATIER, ORSTOM

**Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI**

**Spécialité : Biologie végétale tropicale**

# **Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en forêt guyanaise**

**Présentée par M. Philippe Birnbaum**

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Paris VI

soutenue le 20 juin 1997

devant le jury composé de :

**M. Patrick Blanc**, CNRS (Directeur)

**M. Jean-Louis Guillaumet**, ORSTOM (Directeur)

**M. Jean-Pierre Pascal**, CNRS (Rapporteur)

**M. Guy Caballé**, EPHE (Rapporteur)

**M. Jean Broutin**, Professeur Université Paris 6 (Examineur)

**M. Daniel Sabatier**, ORSTOM (Examineur)

Je remercie les organismes qui ont cru à mon idée alors qu'elle n'était encore qu'un projet :

- ♦ **Electricité de France** (EDF, Barrage de Petit Saut) pour avoir osé financer une recherche fondamentale.
- ♦ **ORSTOM** pour son aide scientifique, son soutien logistique et son accueil à Cayenne ou à Papeete.
- ♦ **La Fondation Ushuaïa** pour avoir donné le "coup de pouce" au moment le plus tangible.
- ♦ **Le Laboratoire de botanique tropicale** de l'Université Paris VI pour m'avoir accueilli au sein de son unité de recherche.

Je remercie les personnes qui ont supporté successivement l'idée, le projet, la réalisation puis la rédaction de ce travail. Que celles qui y ont cru ou celles qui ont ri soient sincèrement remerciées de leur contribution. Il serait difficile d'établir une liste exhaustive ordonnée tant cet aboutissement constitue un assemblage d'une multitude de pièces, chacune indispensable.

Alors un grand merci à vous tous... :

Amesina Ames - Arnaud Bertrand - Desmo et Wemo Betian - Georges, Paul & ? Birnbaum et Charlotte de Buzon - Patrick Blanc - François Baurand - Jean-Michel Bore - Frédéric Borne - Suzanne Braunstein - Jean Broutin - Guy Caballé - Philippe Cerdan - Mireille & Pierre Charles-Dominique - Christophe Charron - Christian Colin-Emmanuelle & Laurent Demagistri - Danièle & Jean-Pierre Durosoy - Claude Edelin - Georges Elfort - Jacques Florence - Jean-françois Guegan - Yves Gouriou - Jean-Jacques de Granville - Alain Grégoire - Véronique Guérin - Jean-Louis Guillaumet - Frédéric Huynh - Sylvie Jérémie - Jean-Paul Lescure - Claude Millet - Jean-François Molino - Claude Monnet - Christian Moulin - David Nérini - Daniel Novack - David Nowicky - Cécile Ostria - Claude Oudot - Jean-Pierre Pascal - Edith Piaf - Dominique Ponton - Marie-Françoise Prévost - Juliana Proserpi - Georges Prudent - Bernard Riéra - Jean-Christophe Roggy - Alain Rousteau - Daniel Sabatier - Chantal Sissakian - Christophe Tardy - Gérard Tavakilian - Marc Théry - Daniela Toriola - Stéphane Vacher...

# Table des matières

<b>I. INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
<b>II. MATERIELS ET METHODES</b>	<b>12</b>
A. LES SITES D'ETUDE :	12
1. <i>Les sites d'observation</i>	12
2. <i>Le site de mesure : la Piste de St. Elie</i>	13
a) Description de la parcelle 5B-10B de forêt primaire	19
b) La répartition diamétrale selon la topographie de la parcelle 5B-10B	22
c) L'hétérogénéité de la parcelle de forêt primaire	26
B. OUTILS	27
1. <i>Le télémètre optique</i>	27
2. <i>Autocad</i>	29
C. METHODES :	32
1. <i>De la représentation individuelle au profil tridimensionnel</i>	32
a) Acquisition des données	32
b) Construction tridimensionnelle des arbres	36
c) Observation du profil 3D = les vues 3D et les plans de délimitation	37
d) La base de données	39
2. <i>L'analyse structurale tridimensionnelle</i>	41
a) Acquisition des données	41
b) La représentation tridimensionnelle	44
<b>III. OCCUPATION DE L'ESPACE EN FORET</b>	<b>47</b>
A. LES SURFACES ARBORESCENTES	47
1. <i>La surface arborescente supérieure (= la canopée)</i>	47
a) les variables quantitatives	47
b) Comparaison de trois types forestiers.	48
c) Description de la canopée de la forêt primaire	52
2. <i>La surface arborescente inférieure</i>	54
B. LE VOLUME ARBORESCENT	56
1. <i>La stratification ponctuelle</i>	56
2. <i>La stratification ponctuelle selon le type forestier</i>	57
3. <i>L'organisation des strates ponctuelles en ensembles arborescents</i>	58
4. <i>La superposition des ensembles arborescents en forêt primaire</i>	61
a) Caractérisation	61
b) Lien avec les strates ponctuelles	64
5. <i>Synthèse sur la stratification en forêt guyanaise</i>	68
C. CONCLUSION	71
1. <i>La canopée et la stratification</i>	71
2. <i>La canopée et la richesse floristique</i>	75
3. <i>Vers une typologie quantitative des types forestiers à grande échelle</i>	80
<b>IV. CONTEXTURE DES SURFACES ARBORESCENTES</b>	<b>84</b>
A. LA SURFACE DE LA CANOPEE	85
1. <i>Les convexités de la canopée</i>	85
2. <i>Les concavités de la canopée</i>	91
3. <i>Conclusion</i>	96
B. LA SURFACE ARBORESCENTE INFERIEURE	100



1. <i>Les cavités du volume arborescent</i>	101
2. <i>Conclusion</i>	107
C. LE PARALLELISME DES SURFACES DU VOLUME ARBORESCENT	108
1. <i>Le relief</i>	108
2. <i>Les cavités et le relief de la canopée</i>	109
3. <i>Vers une délimitation de l'état homéostatique à grande échelle</i>	112
<b>V. DYNAMIQUE DU VOLUME ARBORESCENT</b>	115
A. ARRANGEMENT DES FORMES DANS LE VOLUME ARBORESCENT	117
1. <i>Ajustement des formes dans l'espace</i>	119
a) Les paramètres de la forme des arbres	119
b) La forme des arbres dans la symétrie axiale	121
c) Evaluation de la symétrie axiale des arbres	125
(1) Définition des indices de symétrie	128
(2) L'écart à la symétrie axiale	130
(3) Liens avec l'encombrement spatial du voisinage	134
2. <i>Ajustement des formes dans le temps</i>	139
a) Progression des arbres dans le volume arborescent	139
(1) L'ensemble arborescent inférieur	142
(2) L'ensemble arborescent supérieur	145
(3) L'ensemble arborescent émergent	147
b) Les contraintes à la progression = le volume d'exclusion	148
3. <i>Conclusions sur l'arrangement des formes</i>	159
B. LES REGLES DE LA DYNAMIQUE DU VOLUME ARBORESCENT	161
1. <i>Le comblement des cavités</i>	162
2. <i>La progression des couronnes vers leur hauteur de référence</i>	168
C. LES INHIBITEURS DE LA DYNAMIQUE DU VOLUME ARBORESCENT	175
1. <i>Les agrégats monospécifiques.</i>	175
2. <i>Le cas des palmiers forestiers en entonnoirs</i>	179
a) Le volume d'exclusion des palmiers en entonnoir	179
b) Influence du volume d'exclusion sur la structure du peuplement d'arbre	183
D. SYNTHESE DE LA DYNAMIQUE DU VOLUME ARBORESCENT	190
<b>VI. SYNTHESE ET DISCUSSION GENERALE</b>	192
A. LA STRUCTURE FORESTIERE	192
B. LA DYNAMIQUE DU VOLUME ARBORESCENT	194
C. LA DYNAMIQUE FORESTIERE	197
D. PERSPECTIVES METHODOLOGIQUES	203

## I. Introduction

Une forêt est composée d'un complexe d'individus possédant des caractéristiques biologiques et écologiques différentes, qui interagissent dans un volume commun. La classification binomiale de Linné ordonne ces distinctions dans un continuum évolutif basé sur les caractéristiques morphologiques et anatomiques des organes reproducteurs. Cette classification permet de décrire la forêt par sa composante évolutive, c'est-à-dire par les espèces, les genres, les familles, les ordres...qui la composent. Si elle reflète l'histoire des forêts, leur divergence phytogéographique et leur singularité évolutive, en revanche elle ne permet pas de décrire l'organisation des individus, leur agencement en forêt ni leur rôle dans le fonctionnement global. La structure et le fonctionnement échappent à la seule classification évolutive et les botanistes ont adopté d'autres modèles de description. Parmi elles, on peut distinguer : - la caractérisation énergétique dans laquelle la forêt est décrite par ses composantes énergétiques et principalement la lumière qui intervient directement dans la croissance et le fonctionnement des plantes. - la classification morphologique à partir de laquelle est extrait un nombre fini de formes ou de modes de croissance des plantes. La forêt est alors décrite par sa composition en chacune de ces formes - la classification structurale dans laquelle la forêt est étudiée globalement par la description de son architecture et la délimitation d'unités homogènes vis-à-vis des ressources disponibles dans le milieu.

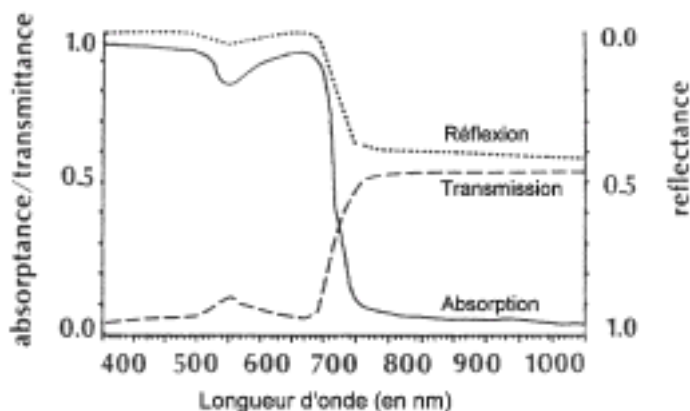
### La caractérisation énergétique

Les plantes sont liées au milieu qu'elle occupe par l'intermédiaire de l'ensemble assimilateur pour la partie aérienne et de l'ensemble racinaire pour la partie souterraine. Ces deux ensembles constituent une interface de transfert d'informations entre l'intérieur et l'extérieur de la plante. Les échanges effectués à ces niveaux sont gazeux (absorption de CO<sub>2</sub>, émission d'O<sub>2</sub>), liquides (exsudation, évaporation, assimilation d'éléments minéraux par les feuilles et les poils absorbants...) ou lumineux (lumière absorbée, réfléchi et transmise). Au contraire, les éléments ligneux d'un arbre (branches, tronc...) constituent le réseau interne de communication et d'échange entre les deux pôles. Il s'organise de manière à assurer les liaisons entre les organes de la plante, ordonne leur dépendance et assure le soutien biomécanique de toute la structure. Les feuilles sont les équivalents fonctionnels aériens des poils absorbants racinaire par le fait qu'ils représentent tous les deux une surface de transfert d'énergie et par conséquent régulent l'équilibre thermodynamique de la plante vis-à-vis du milieu extérieur. Cependant, cet équilibre est régi de façon interne par les réactions chimiques qui contrôlent le flux de matière entre l'intérieur et l'extérieur de la plante et qui aboutissent à la formation de la matière constitutive. La chimio-cinétique de chaque transformation ordonne la cinétique générale du système. Finalement, la vitesse de croissance et de développement d'une plante est contrôlée par le processus chimique le plus lent, c'est-à-dire par la photosynthèse (Bose, 1971). Cette régulation thermodynamique aboutit à définir la croissance d'une plante

comme assujettie à la loi des facteurs limitants (Blackman et Wilson, 1951 ; Bose, Loc. cit.) directement dictée par les conditions énergétiques du milieu. En s'abaissant sous le seuil limitant des ressources lumineuses, c'est-à-dire sous le point de compensation, la croissance de toute la plante est affectée (Tilman, 1982 ; Begon et *al.*, 1986). Le point de compensation définit la limite énergétique minimale pour équilibrer la balance carbonée ( $\text{CO}_2$  absorbé =  $\text{CO}_2$  dégagé) et permettre la croissance et le développement de la plante. « *La valeur du point de compensation est évidemment d'une grande importance pour la plante puisque en-dessous de ce point la désassimilation l'emporte sur l'assimilation et l'organisme vit sur ces seules réserves, d'existence nécessairement limitée* » (Heller, 1969). A l'autre extrémité, la saturation lumineuse provoque un arrêt de la photosynthèse par le phénomène actif de la photoinhibition. « *On désigne sous le terme photoinhibition de la photosynthèse toute réduction d'activité photosynthétique induite par une exposition à la lumière visible sans qu'il y ait une diminution du contenu pigmentaire* » (Le Gouallec, 1989). La photoinhibition est un phénomène actif, c'est-à-dire qu'elle consomme de l'énergie (ATP) notamment pour fermer les stomates à l'encontre des pressions osmotiques et ainsi éviter le dessèchement de la plante. Au Cameroun, Koch et *al.* (1992) montrent que les arbres de la canopée, indépendamment de l'espèce étudiée, ferment leurs stomates et stoppent leur photosynthèse entre 11 h et 16 h. La photoinhibition et le point de compensation définissent les deux valeurs limites au-delà et au-deçà desquelles les plantes subissent une contrainte énergétique.

En forêt, la quantité de lumière décroît quantitativement, depuis les valeurs maximales de la canopée jusqu'aux valeurs minimales du sous-bois (Cachan et Duval, 1963 ; Yoda, 1978) et parallèlement, elle perd son orientation verticale privilégiée au profit d'une circulation tridimensionnelle assurée par la réflexion et la transmission des rayons lumineux via les ensembles assimilateurs successifs. La lumière se dissocie alors en deux composantes principales, selon qu'il s'agit du rayonnement primaire qui provient de l'éclairement solaire (direct ou diffus) ou du rayonnement secondaire qui correspond à l'interaction du rayonnement primaire et de la végétation (lumière réfléchie et transmise) et qui se distingue du rayonnement primaire par ses composantes énergétique et mathématique (Marques Filho, 1992). Dans la canopée, la lumière provient exclusivement du rayonnement primaire (direct ou diffus par temps nuageux), son orientation est dictée par la course quotidienne du soleil, dépendante de la latitude. En sous-bois, le rayonnement primaire représente seulement 1 à 2 % de l'éclairement solaire (Chartier, 1966, Cowan, 1968, Bonhomme et Varlet-Granger, 1977...) et se constitue principalement de lumière diffuse provenant d'une réflexion tridimensionnelle du rayonnement primaire sur les objets photo-inertes (tronc, feuilles mortes..., Whitmore et Wong, 1959). Les taches de lumière, très importantes pour la régénération et la croissance des plantules (Evans, 1956; Leigh, 1975; Alexandre, 1982 ; Chazdon et Fetcher, 1984; Chazdon, 1986a...), ne constituent souvent qu'un événement lumineux local (Lee, 1987) de courte durée dépassant rarement quelques minutes (Percy, 1988). Le rayonnement secondaire provient de la transmission du rayonnement primaire à travers les ensembles assimilateurs successifs. Une feuille se comporte comme un objet photo-actif qui absorbe une partie du spectre lumineux (90 % de la lumière compris dans le P.A.R. = **P**hotosynthetic **A**ctive **R**adiation, 400-700 nm, Lee,

1986 ; Poorter et *al.*, 1995) et transmet une lumière enrichie dans les grandes longueurs d'ondes (Figure 1). Les longueurs d'onde situées dans le bleu et le rouge sont largement absorbées, celles dans le vert le sont moins tandis que le rouge lointain est largement transmis (Smith, 1982 ; Holmes, 1983 ; Schmitt et Wulff, 1993 ; Chazdon et *al.*, 1996).



**Figure 1 : Propriétés optiques de cinq feuilles de *Bursera simaruba* (d'après, Lee, 1987).** Les feuilles de cette espèce absorbent 90,7 % de l'énergie dans le P.A.R. seulement 12,7 % de l'énergie compris entre 700 et 1100 nm.

La feuille produit un ombrage "rouge", c'est-à-dire une réduction non linéaire du spectre et s'oppose aux objets photo-inertes qui produisent un ombrage "neutre". L'ombrage est évalué par le rapport Rouge sombre/Rouge lointain (R:FR) qui se calcule comme la somme de l'irradiance entre 655 et 665 nm sur la somme de l'irradiance entre 725 et 735 nm. En sous-bois, le rapport varie généralement entre 0,15 et 0,62 alors qu'il est supérieur à 1 en pleine lumière (Endler, 1993). Mesuré durant une année, l'ombrage d'une forêt australienne subtropicale est en moyenne de 0,37 et varie quotidiennement entre 0,2 et 0,5 (Turnbull et Yates, 1993). A la Selva (Costa Rica) et Barro Colorado island (Panama) le rapport R:FR en plein soleil est respectivement de 1,22 et 1,33 et atteint seulement 0,4 et 0,35 en sous-bois (Lee, 1987).

En résumé, la forêt est caractérisée par trois gradients lumineux verticaux qui évoluent de la canopée jusqu'au sol - (1) La réduction quantitative de l'énergie lumineuse disponible dans le PAR. - (2) La réduction du rapport R:FR ou l'augmentation de l'ombrage rouge. - (3) Le passage progressif d'une circulation unidirectionnelle du rayonnement dans la canopée à une diffusion tridimensionnelle de la lumière en sous-bois.



### La classification morphologique

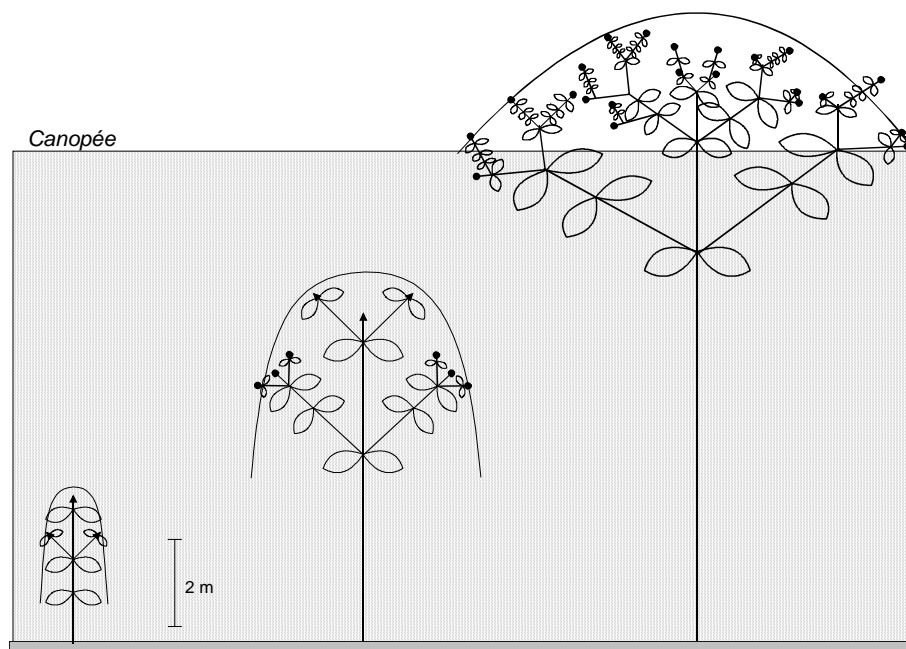
En 1808, Humboldt (cité dans Du Rietz, 1931) propose de réunir les plantes autour de 19 formes ("Hauptformen") portant le nom d'une espèce ou d'une famille qui caractérise le mieux la physionomie ("die Palmen" "Bananen-form", "Form der Mimosen", "Form der Casuarinen"...). Kerner (1863) considère les regroupements selon la hauteur de l'appareil végétatif durant la période d'activité du végétal. Il dénombre 12 formes distinctes ("Grundformen") évoquant le statut définitif de la plante ("Bäumen", "Strächern", "Stauden", "Kräutern"...). Raunkiaer (1905,1934) regroupe les plantes selon leur type biologique qu'il définit ainsi : « *Les types biologiques peuvent être caractérisés par le degré et le genre d'adaptation des bourgeons ou extrémités jeunes des pousses à la mauvaise saison* ». Les Phanérophytes, qui regroupent les plantes peu protégées contre les variations climatiques et partant la majorité des espèces intertropicales (Raunkiaer, loc. Cit), sont subdivisés en 4 catégories selon la taille du végétal (Méga-, Més-, Micro-, Nano-Phanérophytes). Du Rietz (1931) associe le mode de vie et la hauteur définitive du végétal pour distinguer plusieurs unités physionomiques caractérisées, chacune, par une série d'étages qu'il appelle stratification de la végétation. Les plantes ligneuses (Holoxyte) comprennent 5 catégories d'arbres (Holoxyte ayant un tronc) fondées sur la hauteur : « *It seems most convenient to follow the old "Grundformen" systems in choosing the well-established type "trees", "shrubs", "dwarf-shrubs", "herbaceous plants" etc. to the main units in this system, and to base the subdivision of these main units upon the height of the plants in the vegetation period* » (Du Rietz, loc. cit.).

En 1970, Hallé et Oldeman regroupent les plantes selon le mode de fonctionnement des méristèmes (croissance, floraison ou mort). Ils définissent 21 modèles architecturaux chez les arbres tropicaux qui mettent en jeu les différentes combinaisons des règles morphogénétiques gouvernant le développement méristématique (croissance sympodiale ou monopodiale, floraison latérale ou terminale, direction orthotrope ou plagiotrope, croissance continue ou rythmique, ramification sylleptique ou proleptique...). Cette classification est indépendante de la hauteur du végétal ou de son type biologique, elle catalogue l'activité méristématique. En 1989, Blanc dénombre 9 formes géométriques simples et 20 variantes chez les plantes des sous-bois tropicaux. La forme est étudiée par la disposition de l'ensemble assimilateur dans l'espace vis-à-vis des ressources disponibles. Dans le seul genre *Calathea*, plusieurs modes de fonctionnement méristématique (croissance sympodiale ou monopodiale; floraison latérale ou terminale) réalisent une même forme en disque acaule. La plante a recourt à des processus secondaires tels que la réorientation des feuilles pour aboutir à cette forme optimiser pour l'interception du rayonnement tridimensionnel diffus du sous-bois.

Les modèles architecturaux convergent vers une forme fonctionnelle, c'est-à-dire qu'elle permet l'exploitation optimale du milieu auquel elle est liée (Thompson, 1917). En forêt, plusieurs modèles architecturaux (Prévost, Fagerlind, Aubréville, Nozeran et Massart) sont susceptibles d'aboutir à un étagement de la surface assimilatrice en disques superposées. Cette forme est fréquente chez les arbres mais également chez les arbustes et les plantes de sous-bois, elle est optimisée pour intercepter la lumière latérale diffuse. Par ailleurs, la forme change selon qu'elle pousse en pleine lumière ou dans le sous-bois sombre d'une forêt. Hallé (1978) décrit ce changement chez *Muntingia calabura* L. une Tiliaceae cultivée qui pousse naturellement dans la végétation secondaire ou en sous-bois forestier. Bien que le modèle architectural de Troll ne change pas, la forme globale de l'arbre en milieu ouvert est "en boule" et intercepte l'ensemble du rayonnement solaire. A son tour, cette forme est commune des arbres qui poussent en pleine lumière quelque soit leur modèle architectural initial (ex : manguiers conforme au modèle de Scaronne). En forêt, ces changements de physionomie apparaissent durant le développement d'un même individu qui passe progressivement d'un milieu sombre, en sous-bois à un milieu éclairé, dans la canopée. *Miconia calvescens* est un petit arbre envahissant introduit en 1937 sur l'île de Tahiti. Durant sa phase juvénile, il est strictement inféodé aux conditions climatiques du sous-bois (grandes feuilles au revers rouge lie-de-vin, pubescence) et la germination ou la croissance des plantules ne peuvent s'effectuer qu'en milieu humide et sombre (Birnbaum, 1995). Dans ce milieu, la croissance générale est marquée par une ramification sympodiale des complexes latéraux et du développement monopodial de l'axe principal, l'arbre adopte une forme cylindrique (Figure 2) et son modèle architectural est conforme à celui de Scaronne ou de Stone<sup>1</sup>. Lorsqu'il atteint un niveau d'énergie plus important à proximité de la canopée, le bourgeon terminal fleurit. Cette floraison induit une croissance sympodiale généralisée par relais des bourgeons axillaires et le mode de croissance de l'arbre devient conforme au modèle de Leeuwenberg : «*The model consists of equivalent orthotropic modules, each of which is determined in its growth by virtue of the ultimate production of a terminal inflorescence. Branching is three-dimensional to produce the several equivalent modules and is correlated with flowering, except in a few examples with branched sterile juvenile axes*» (Hallé et al., 1978). Vis-à-vis du développement de l'arbre, que la mort du méristème provienne d'une mort biologique, d'un traumatisme ou d'une floraison, elle provoque un arrêt de la différenciation et l'émission de relais sympodiaux.

---

<sup>1</sup> La croissance des entre-nœuds est rythmique (Birnbaum, 1991) mais pour spécifier le modèle, il faudrait rechercher ce rythme au niveau cellulaire (aucune mitose durant la période de repos = modèle de Scaronne)



**Figure 2 : Evolution conjointe du développement architectural et de la forme de la couronne de *Miconia calvenscens* durant sa progression verticale dans les forêts de l'île de Tahiti (d'après Birnbaum, 1991).**

Lorsqu'elle est dans le sous-bois sombre, la forme de la couronne est cylindrique et le feuillage est réparti autour de l'axe de progression à croissance monopodiale. En canopée, la floraison généralise la croissance sympodiale à tous les méristèmes et la couronne adopte une forme hémisphérique.

Le développement sympodial s'applique aux différentes espèces qui atteignent le niveau énergétique de la canopée. Chez les arbres étudiés par Blanc (1992) à partir du "Radeau des cimes", la couronne est constituée d'une colonie de pousses ou "unité architecturale minimale" (Barthelemy, 1988) à croissance équivalente et il note : « *Le trait le plus remarquable qui semble se dégager est l'homogénéité des modes de croissances dans la canopée par rapport à la diversité observée dans les stades jeunes des arbres* ». Chaque pousse à une croissance définie (croissance sympodiale d'origine traumatique ou morphogénétique) et la croissance verticale de l'arbre est répartie sur l'ensemble des méristèmes terminaux. Le feuillage est distribué sur un ensemble d'axes équivalents et la couronne adopte un développement à symétrie radiaire dont le centre se situe au départ des branches maîtresses. La balance entre la croissance sympodiale et monopodiale est déterminée par les conditions lumineuses du milieu qui modèlent indirectement la forme de la couronne. Ces changements sont secondaires, ils se situent en aval de la séquence morphogénétique dictant la croissance méristématique. Les arbres conservent leur modèle initial mais les conditions énergétiques maximales de la canopée leur imposent un mode de développement convergent. La physionomie de la plante est réalisée par un complexe entre la génétique et l'environnement, les différences apparaissent entre les espèces par la

réalisation du modèle architectural initial mais également entre les individus par la constitution d'une forme optimale. Comme tous les êtres vivants, une plante est caractérisée par son génotype : « *ensemble du matériel génétiquement porté par un individu et représentant sa formule héréditaire* » (Larousse, 1994) et son phénotype : « *ensemble des caractères somatiques apparents d'un individu, qui expriment l'interaction du génotype et du milieu* » (Larousse, 1994). La formule du modèle architectural représente le génotype et la physionomie, ou sa forme globale, est résultante de la balance entre l'expression génotypique et l'expression phénotypique dictée par les ressources énergétiques du milieu.

Dans les milieux énergétiquement extrêmes (la canopée et le sous-bois) les formes convergent vers une physionomie en harmonie avec la disponibilité des ressources lumineuses.

- En sous-bois, les plantes ont tendance à minimiser l'épaisseur de leur ensemble assimilateur au profit d'une augmentation de leur surface dans les trois dimensions pour optimiser la captation de l'énergie diffuse. La superposition des capteurs sur les feuilles ou des feuilles sur les axes est proche de zéro. Elles réalisent une forme globale qu'elles conservent durant toute leur vie, l'apparition d'une nouvelle feuille ou d'une nouvelle tige s'accompagnant de la disparition de la feuille ou de la tige la plus âgée (Blanc, 1989). Cette physionomie devient finalement caractéristique de l'espèce puisqu'elle résulte d'un potentiel génétique et de conditions lumineuses invariants.
- En pleine lumière, la course quotidienne du soleil organise une distribution hémisphérique des rayons lumineux depuis l'horizon à l'Est jusqu'à l'horizon vers l'Ouest. La lumière directe, à midi, est 30 % supérieur à une latitude de 25° qu'à une latitude de 65 ° alors que la durée de temps pendant laquelle le soleil est au-dessus de l'horizon est plus important aux hautes latitudes qu'aux faibles latitudes (Kuuluvainen et Pukkala, 1991). L'inclinaison des rayons lumineux et la durée d'insolation à chaque angle influent directement sur la disposition spatiale des capteurs et les couronnes d'arbres auront des formes adaptées à leur latitude (Richards, 1952; Whitmore, 1975; Hallé *al.* 1978; Terborgh, 1985). Kuuluvainen et Pukkala, 1987, 1989) calculent la forme optimale d'une couronne à partir d'un modèle mathématique prenant en compte la course journalière du soleil. Aux hautes latitudes, la disposition des capteurs est à tendance verticale, la couronne est étroite, les feuilles réparties sur toute la hauteur de l'arbre. Au contraire, aux faibles latitudes, l'étalement des capteurs est maximal sur l'axe horizontal et la couronne aura tendance à être plate et large se rapprochant du plan horizontal.
- Durant leur progression verticale, les arbres sont confrontés à des conditions énergétiques variantes. Leur forme évolue selon les ressources et, à chaque étape, la balance entre l'expression génotypique et phénotypique est réévaluée. La forme d'un arbre correspond donc à une étape ajustée de sa vie. A la Selva (Costa Rica), Poorter et *al.* (1995) montrent que chez quatre espèces d'arbres (*Lecythis ampla* - Lecythidaceae, *Dipteryx panamensis* - Papilionaceae, *Minquartia guianensis* - Olacaceae et *Simarouba amara* - Simaroubaceae), l'absorbance des feuilles varie entre 89,6 et 92,5 % du



rayonnement compris dans le PAR. Ces quatre espèces ne présentent par ailleurs, pas de différences notoires dans leurs caractéristiques optiques ni dans leurs propriétés spectrales. Dans le PAR, elles sont caractérisées par une faible réflectance et une faible transmittance ce qui implique une forte absorbance. Dans le spectre compris entre 700 et 1100 nm, réflectance et transmittance sont fortes ce qui implique une faible absorbance. La transmittance moyenne diffère énormément avec la position dans la structure forestière à l'inverse de la réflectance qui n'évolue pas. Pour *Lecythis ampla* la transmittance dans le PAR est plus forte pour les feuilles de canopée que dans le sous-bois, c'est l'inverse pour *Simarouba amara*. L'efficacité de l'absorbance, exprimée comme l'absorbance par unité de poids ou par unités de chlorophylle, est identique entre les espèces. Cette efficacité est de 20-100 % plus importante pour les individus de sous-bois que pour ceux de canopée quand elle est calculée en fonction du poids. Par unités de chlorophylle, elle reste identique du sol à la canopée et ne varie pas suivant les espèces. On en déduit que le nombre de capteurs par unités de poids augmente avec la diminution de la quantité de lumière, c'est-à-dire qu'il y a une augmentation relative de la surface assimilatrice qui suit le sens inverse des gradients énergétiques.

#### La classification structurale

Dans cette classification l'individu est considéré vis-à-vis de sa position dans la structure. La forêt est analysée en couches horizontales ou strates qui expriment un niveau énergétique particulier. En 1909, Yapp définit la stratification d'une végétation basse de milieu inondé comme suit : « *Stratification is used here to signify the differences found in vegetation at different vertical levels. The various stages may be called strata or layers* ». L'auteur se rapproche lui-même des termes "Etagen", "Schichten" ou "Stockwerke" utilisés déjà par l'école botanique germanique au XIX<sup>e</sup> siècle et se dissocie de Clements (1905, cité dans Yapp, 1909) qui regroupait la stratification avec la « *vertical zonation* » en y incluant les différences de végétation observées selon les changements de latitudes ou d'altitudes. Depuis plus d'un siècle que le débat sur l'existence de strates de végétation en forêt tropicale est ouvert, la notion de stratification a revêtu différentes significations. Pour Brown (1919, cité dans Richards, 1952), les arbres de la forêt des Philippines sont organisés en 3 strates. Les deux premières sont la canopée et la sous-canopée, toutes deux constituées de grands arbres et la dernière est composée de petits arbres du sous-bois. Il reconnaît que la distinction entre ces strates est floue parce qu'il n'existe pas de caractères physiologiques qui distinguent les arbres par strate et que les jeunes arbres des strates basses peuvent ultérieurement appartenir aux strates supérieures. Pour Mildbraed (1922, cité dans Richards, 1952), les strates seraient une organisation verticale des arbres ligneux en 3, 4, 5 ou peut être plus, classes de diamètre, arbitrairement choisies. Il en rejette l'existence, considérant, qu'il existe toutes les tailles intermédiaires et suggère : « *It is truer to say that the whole space is more or less densely filled with greenery* ». Benoist (1924) reconnaît, en Guyane française, une strate formée par la canopée (30-40 m) et une strate formée par des arbres de « *taille médiocre* » (10-15 m). Cette dernière strate comportant à la fois des individus inféodés tout au long de leur vie, à ce niveau de la forêt et des

individus jeunes appartenant à la strate supérieure « *destinés à combler les vides qui s'y produiront* ». Pour Davis et Richards (1933), l'existence d'une stratification des arbres au Guiana n'est pas évidente. Ils reconnaissent que l'on peut distinguer une strate horizontale constituée par la canopée et une autre strate horizontale formée par les jeunes arbres du sous-bois. « *There was no sign of a stratum between the canopy and the clearly marked layer of small trees about 5-9 m. high* ». Ils proposent une distinction qui lie la hauteur et le potentiel phénotypique de la floraison. « *There are two distinct flowery layers, separated by a well-marked flowerless region.* » Pour Vaughan et Wiehe (1941), la strate supérieure des forêts de l'île Maurice est nette et constitue une strate de couronnes ayant une forme en « *umbrella* ». La seconde strate, composée de petits arbres de forme oblongue ou pyramidale, constitue une couche plus ou moins horizontale vers 11-15 m. Entre ces strates évoluent les jeunes arbres : « *The existence of different size classes among the phanerophytes constituting the forest flora does not necessarily imply that the vegetation as a whole forms definite layers or strata, since the discontinuity might be obscured by young trees growing through the strata below on their way to join their own particular height class.* » Pour Richards (1952), une strate représente une couche d'arbre dont les couronnes varient autour d'une hauteur moyenne. Les forêts tropicales seraient caractérisées par 5 strates dont 3 (A, B et C) distingueraient les arbres des autres types biologiques. Au sein des plus basses strates la majorité des arbres est constituée par des individus immatures qui appartiendront à des strates supérieures. De la même façon qu'il existe une canopée horizontale continue il existe également des ensembles discontinus, si bien qu'une strate n'est pas une simple couche horizontale de couronnes juxtaposées : « *the crowns may be mostly in lateral contact with one another or they may be widely separated* ». Newman (1954) propose trois règles méthodologiques pour optimiser l'analyse de la stratification d'une forêt tropicale. La première de ces règles consiste à occulter les arbres immatures de l'analyse, la seconde à utiliser la limite inférieure des branches (le bas de cime) comme hauteur tandis que, pour la troisième, l'arrêt de l'élagage des branches maîtresses est pris comme marqueur du passage au stade mature. Dans cette voie, Oldeman (1974a) définit une organisation des arbres selon leur stade de différenciation architecturale, les arbres appartiennent à l'ensemble de l'avenir, du présent ou du passé. Seuls les arbres matures constituent l'ensemble du présent et forment le squelette de la forêt qui s'organise autour de trois ensembles structuraux (ensemble structural I, II et III). Au sein de cette architecture, les arbres de l'avenir "circulent" avant de rejoindre leur position définitive. La stratification s'exprime par les niveaux supérieurs des cimes de chaque ensemble structural. Rollet (1974) donne une définition de l'étagement à l'échelle d'une parcelle : « *on appelle strate de houppiers une concentration de masse foliaire entre 2 hauteurs, un vide foliaire prononcé existant au-dessus et en-dessous de cette concentration* ». La répartition des volumes de houppiers par tranches horizontales de 2 m d'épaisseur calculée sur 8 profils de 10 x 50 m au Venezuela ne montre pas une stratification verticale des masses foliaires. Il pense « *que les forêts denses sempervirentes de plaine sont en général à strates multiples de houppiers et peu discernables et que cette structure se simplifie avec l'altitude ou dans des conditions édaphiques particulières* ». Enfin pour Guillaumet et Kahn (1979), la stratification

s'exprime par des volumes superposés comportant à la fois les éléments végétaux et les propriétés du milieu qu'elles occupent. « *Nous décrivons la végétation couche structurale après couche structurale, ces hoplexols sont des entités structurales de l'unité paysagique car constitués et délimités par les éléments végétaux eux-mêmes* ».

La stratification apparaît tout d'abord en deuxième ordre dans la description physionomique du paysage végétal, la classification étant basée sur une distinction entre les types biologiques (arbres, arbustes, herbes, lianes...). Chacune de ces catégories peut, à son tour, être subdivisée en strates qui déterminent la hauteur de l'élément (grands arbres, arbres moyens ou petits arbres). Depuis ces informations contextuelles qui définissent la position individuelle dans la hauteur de forêt, les auteurs ont tenté de démontrer l'existence de hauteurs de référence autour desquelles se regroupent ces ensembles assimilateurs ; ce sont les strates définies par Richards (1952). Dans cette définition, si les strates arborescentes plutôt continues et horizontales du sous-bois et de la canopée sont reconnues, la couche intermédiaire, constituée à la fois d'éléments structurants et d'éléments mobiles, est discontinue et hétérogène. L'autre démarche conduit à définir une stratification prenant en compte l'architecture des arbres (Oldeman, 1974a). L'inversion morphologique (départ des branches maîtresses) marque un changement d'occupation spatiale déterminé par les conditions énergétiques du milieu. La stratification est ondulante puisque le niveau d'inversion morphologique évolue, de proche en proche, selon les conditions lumineuses du milieu au moment de la croissance de l'arbre et de son passage de l'ensemble de l'avenir à l'ensemble du présent. Ces deux approches de la stratification des ensembles assimilateurs en forêt reposent sur des références radicalement opposées. Les strates horizontales de Richards font référence à la hauteur du végétal, c'est à dire une distance calculée depuis le sol. Il indique ainsi des hauteurs de référence qu'il nomme strate A, B ou C et qui se rattachent à cette distance. On parlera alors de la strate A située à une distance de 30 m du sol... Dans l'approche dynamique d'Oldeman, les strates sont au contraire référencées à la hauteur de la canopée. L'inversion écologique et morphologique est dictée par l'éclairement. Si la canopée est haute, l'arbre continuera son développement vertical jusqu'à atteindre le niveau d'énergie qui déclenche son inversion morphologique. Au contraire si la canopée est basse, cette inversion se produira à une hauteur plus faible. D'ailleurs, Oldeman (1974a) cite lui-même qu'en forêt non perturbée le niveau d'inversion se situe à une hauteur proportionnelle à celle de la forêt : « *En multipliant par deux la hauteur moyenne de la surface d'inversion supérieure, on obtient la hauteur totale de la forêt avec quelques mètres d'incertitudes...* ». A l'échelle d'une parcelle, la stratification souffre d'un mode de représentation et de quantification. Les strates sont difficile à discerner en utilisant la méthode des profils forestiers (Davis et Richards, 1933) qui représente une forêt tridimensionnelle dans un espace en deux dimensions. La visibilité dans ces forêts est réduite et le dessin du contour des arbres est subjectif en raison des effets considérables de parallaxe (Holdridge, 1970). Pour la même raison, les mesures de hauteurs sont parfois aléatoires, et il est souvent difficile de savoir quelle partie de l'arbre on mesure réellement. Les méthodes utilisées en télémétrie classique laissent une part d'erreur considérable due, en partie, à l'utilisation des mesures angulaires.

Si les auteurs s'accordent sur l'existence des strates herbacées, des strates arborescentes du sous-bois et de la canopée comme des couches à tendance horizontale, la reconnaissance d'un étagement dans la structure intermédiaire reste extrêmement floue. Les forêts tropicales sont délimitées par deux couches horizontales écologiquement bien définies (sous-bois sombre et canopée éclairée). Entre ces deux couches, l'organisation est plus confuse parce que les variations locales des conditions énergétiques ne permettent pas de définir un modèle physiognomique ou morphogénétique stable. Les couronnes d'arbres s'ajustent à l'énergie disponible et aux contraintes locales de voisinage. Ces relations sont indépendantes de l'âge des individus. Les arbres de l'avenir, comme ceux du présent ou du passé occupent un volume qui devient nécessairement inoccupable par les autres individus et de ce fait ils participent tous au présent dans l'organisation de la forêt, au futur dans sa dynamique ou au passé dans son histoire.

La démarche que j'ai choisie pour décrire une forêt de Guyane française combine à la fois l'analyse des formes et leur agencement dans l'espace. Les repères géométriques sont simples. La hauteur et le volume occupé par chaque couronne d'arbre, indépendamment de son statut définitif, sont utilisés pour décrire sa place dans la structure actuelle. Le volume occupé (= plein) comprend donc l'ensemble assimilateur (sensu, Blanc, 1989) et les branches qui le porte, c'est-à-dire l'arbre sans son tronc. Le volume inoccupé (= vide) est le complémentaire du précédent. A partir d'une méthode d'acquisition de données dans les trois dimensions, mise au point spécialement dans le cadre de cette étude, je chercherai à décrire l'organisation de la forêt en termes de répartition des volumes occupé et inoccupé. Certaines règles d'agencement sont décrites, les associations et les exclusions entre les formes justifiant la création des pleins et des vides, l'alternance entre la création et le comblement des volumes vides générant une dynamique globale indépendante du statut définitif de chaque espèce. A partir de cette description volumétrique, il sera possible d'inclure les différences spécifiques, les différences de mode de croissance, le statut et la biologie de la plante puis l'histoire de la forêt, la biodiversité et la régénération. L'objectif global de ce travail est de chercher dans la juxtaposition et l'alternance des volumes pleins et vides un niveau d'organisation supérieur à celui de l'individu ou de l'espèce comme il est possible de percevoir une organisation de plusieurs cellules en un organe, des organes en un individu ou des individus en une société...



## II. Matériels et méthodes

Ce travail a été réalisé essentiellement en Guyane française entre juillet 1993 et septembre 1995. Cependant d'autres sites interviendront occasionnellement lorsqu'il s'agira d'étendre les interprétations à des règles plus générales que celles caractéristiques des forêts étudiées en Guyane. Ces autres sites sont les forêts insulaires de Tahiti (1988-1989) ou de Guadeloupe (décembre 1994) ou la forêt de plaine du Sud Cameroun à Campo (décembre 1991).

### A. Les sites d'étude

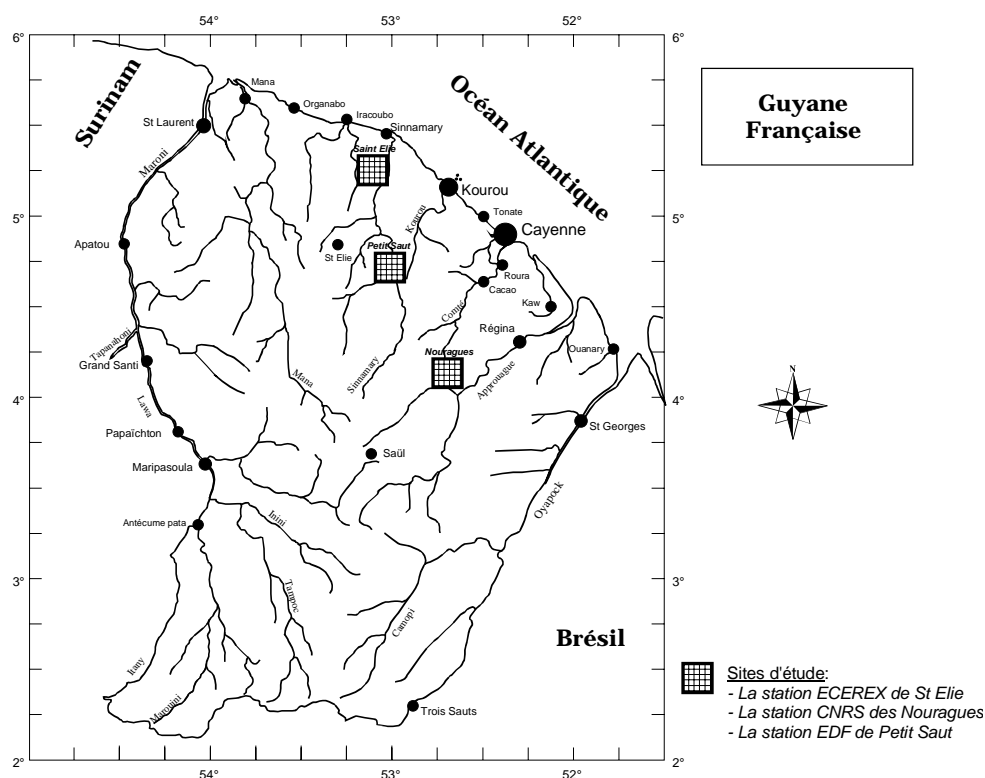


Figure 3 : La Guyane française et les sites d'observation

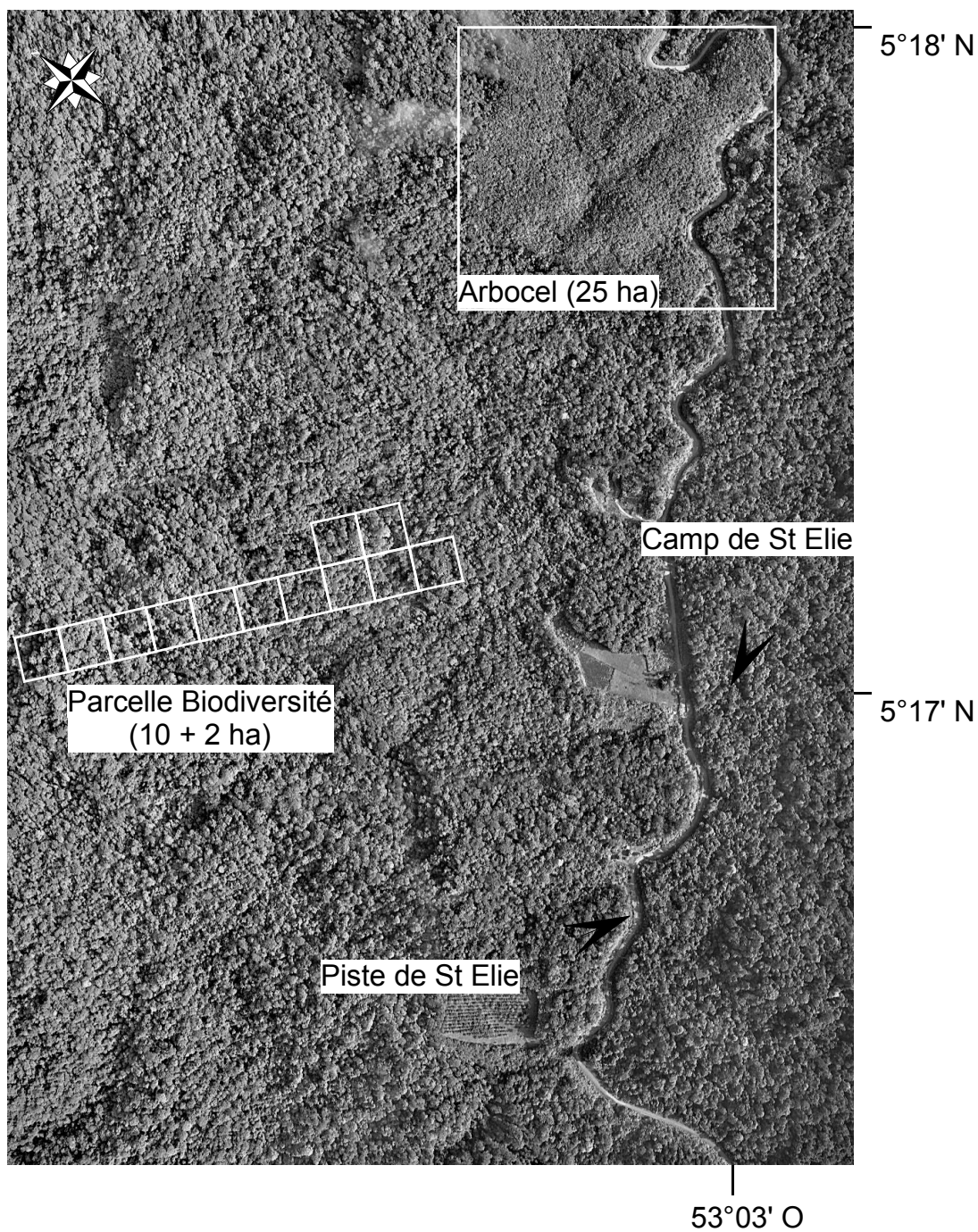
#### 1. Les sites d'observation

En Guyane française, les sites d'étude sont au nombre de trois (Figure 3) . Il s'agit du Camp des Nouragues, du bassin du Sinnamary ou site de Petit Saut et de la Piste de St. Elie. Les observations qualitatives ont été réalisées indépendamment sur ces trois sites ainsi que sur quelques autres visités ponctuellement. Les mesures quantitatives ont été, en revanche, intégralement réalisées à partir de parcelles établies sur le site de la Piste de St. Elie pour des raisons d'accessibilité, de pérennité et de continuité sur une région déjà bien connue. Ces trois sites ont été utilisés différemment selon les caractéristiques de chacun.

Le site de Petit Saut constitue la référence pour toutes les observations concernant les arbres de la canopée. La mise en eau du barrage de petit Saut, le 6 janvier 1994, a autorisé un accès aisé et progressif aux différentes hauteurs de la forêt mais c'est surtout après le remplissage de la retenue à une cote de 30 m environ, en juillet 1994, que l'observation des grands arbres, depuis un bateau, s'est affranchie des erreurs de parallaxes dues, d'ordinaire, à la vision depuis le sol. Le site des Nouragues est venu en complément des observations de Petit Saut. L'accès à la canopée est permis par quatre passerelles consécutives mesurant au total 105 m. En dehors des arbres traversés par ce "layon" de canopée, la structure verticale sous-jacente a pu être observée à partir de cordes fixées aux passerelles et déroulées jusqu'au sol. Depuis ces axes de circulation, la descente à l'aide du matériel utilisé en spéléologie a permis des observations à tous les niveaux depuis la canopée jusqu'au sol. Les arbres ont été observés, au camp des Nouragues durant deux missions de trois semaines (août 1994 et mars 1995) et à Petit Saut en conjugaison du travail portant sur la reconstruction structurale du massif forestier après la mise en eau effectué dans le cadre d'une convention EDF-ORSTOM (Convention, N° 166, commande GP 7530, avenant n° 1) et ayant donné lieu à trois rapports intermédiaires et un rapport final (Birnbaum, 1996) et la participation à trois journées scientifiques sur l'environnement de Petit Saut (actes des journées de l'environnement, 28-29 mars 1994; 7-8 novembre 1994; 21-22 juin 1995). Les résultats acquis sur Petit Saut ne seront pas repris en détail dans ce travail, les références bibliographiques précitées invitent à s'y référer pour des informations plus précises.

## **2. Le site de mesure : la Piste de St. Elie**

Les parcelles de la Piste de St. Elie, au nombre de trois, se situent au centre du dispositif ECEREX (ECologie, ERosion, EXpérimentation, Figure 4) mis en place en 1977 par le CIRAD (Sarrailh, 1984). Depuis sa création, de nombreux travaux scientifiques y ont eu lieu concernant, entre autres, la pédologie (Boulet et *al.*, 1979), la production de litière (Puig, 1979), la floraison et fructification (Sabatier, 1983), la dissémination (Charles-Dominique et *al.*, 1981), la régénération (de Foresta, 1981 ; de Foresta et *al.*, 1984), la dynamique des chablis (Riera, 1983), la végétation secondaire (de Foresta et Prévost, 1986), la diversité floristique (Prévost et Sabatier, 1996)... La liste complète des études ayant abouti à une publication est recensée par M-F. Prévost, elle comportait, en 1989, 267 références pour 123 auteurs.



**Figure 4 : Le dispositif ECEREX (ECologie ERosion EXpérimentation)**

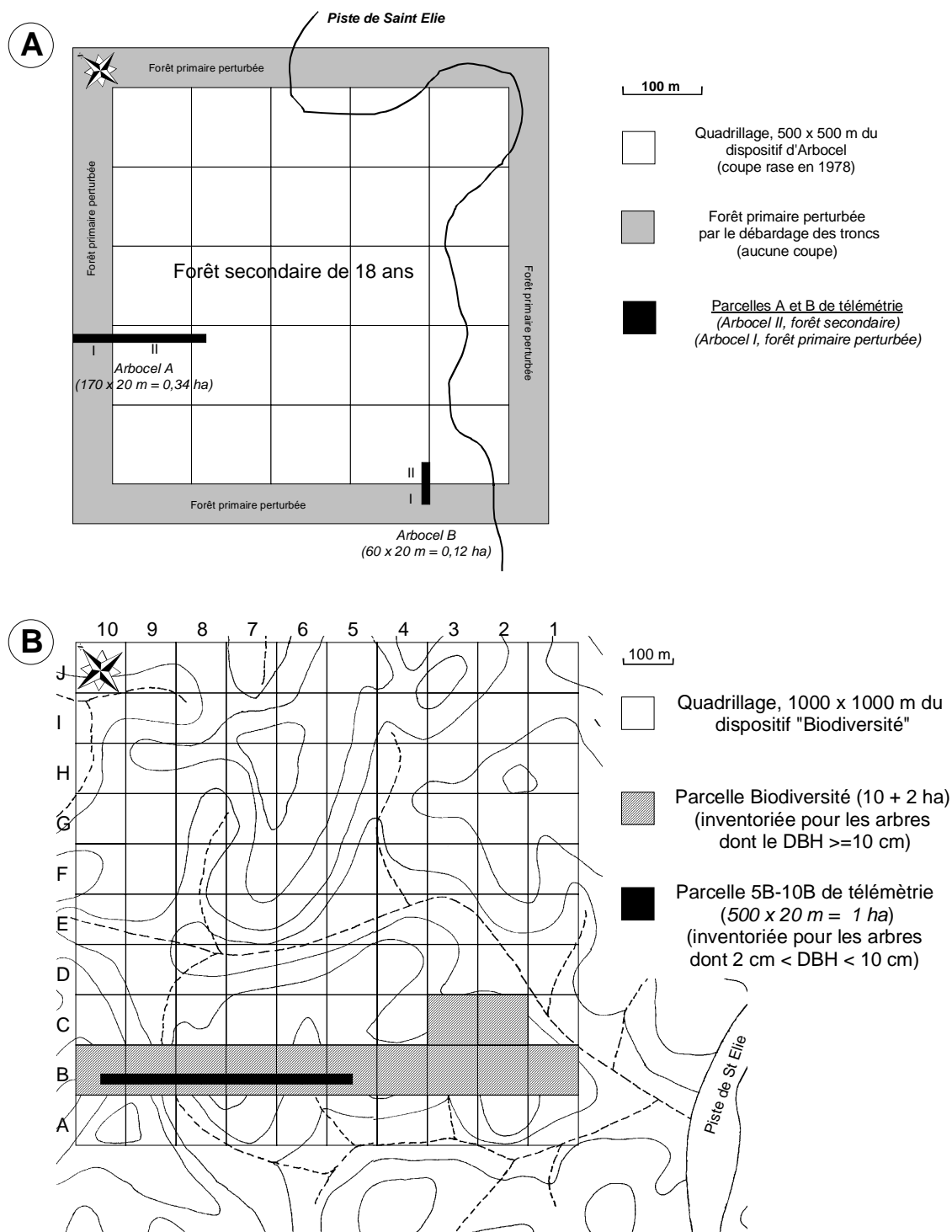
Situation des dispositifs Arbocel et "Biodiversité" sur une photographie aérienne reconstituée par une mosaïque de 8 photos élémentaires prises au 1/5000 ème en 1991.

Au cœur de ce dispositif, trois parcelles ont fait l'objet des mesures quantitatives dans les mêmes conditions de sorte que leur comparaison soit possible. Les parcelles sont divisées selon leur niveau de perturbation. La parcelle 5B-10B de "forêt primaire" est considérée comme la parcelle de référence qui caractérise la forêt intacte. Les chablis et les trouées sont inclus dans cette désignation, ils sont considérés comme des événements naturels faisant partie intégrante de la structure forestière. Les parcelles d'ArboceL représentent les forêts perturbées, elles se subdivisent en "forêt secondaire" (site d'ARBOCEL) ou en une "forêt primaire perturbée" (zone de débardage d'ARBOCEL). La situation de ces parcelles au sein des dispositifs est indiquée sur la Figure 5.

Le terme de forêt primaire s'applique, par définition, aux massifs forestiers jamais utilisés, exploités voire explorés par l'homme. Ce type de forêt s'oppose alors à la forêt secondaire par son intégrité et son fonctionnement perpétuel depuis son origine. Or, en Guyane française et probablement dans tout le bassin amazonien, il devient irréfutable que l'homme ne s'est pas contenté au cours des siècles et des derniers millénaires d'explorer les berges des fleuves et rivières mais qu'il a pénétré cette "forêt vierge". La distinction entre une forêt primaire et une forêt secondaire repose-t-elle sur un concept anthropique de virginité ou d'inaccessibilité de la forêt ? La forêt primaire est-elle une forêt légendaire ? Une forêt secondaire restera-t-elle, *ad vitam eternam*, secondaire ? Dans ce cas la forêt que nous appelons primaire contient forcément des morceaux de forêt secondaire, ne serait ce que sur les sites des abattis amérindiens. Mon expérience superficielle acquise auprès de l'équipe des archéologues du barrage de Petit Saut, ne m'a pas convaincu quant à la distinction absolue entre les notions de forêt primaire et forêt secondaire. Lorsque je parcourais la forêt des sites archéologiques, datés de quelques 2000 ans avant nous, je ne me sentais pas dans une forêt secondaire ni dans une forêt non structurée ou sans intégrité. Il nous était d'ailleurs impossible de deviner l'existence de ces sites archéologiques à la seule vue de la structure forestière ou de sa composition floristique. Par ailleurs, le terme de forêt secondaire est largement associé à une forêt jeune ayant colonisé un abattis ou une zone d'exploitation forestière créé depuis peu, c'est-à-dire dans une échelle de temps compatible avec la mémoire d'homme. Dès que cette notion de temps échappe à notre conscience individuelle, la forêt acquiert une marque de noblesse par cette virginité qu'on lui affecte.

Ce travail n'ayant pas pour objectif de discourir ni de définir les termes de "forêt secondaire" et "forêt primaire" dans son aspect anthropique, je les utiliserai par commodité ou par familiarité mais je ne vois dans la forêt primaire étudiée qu'une étape avancée de la succession forestière et partant, un continuum structural et floristique entre la forêt dite "secondaire" et la forêt dite "primaire".





**Figure 5 : Les parcelles étudiées (Arbocel A, Arbocel B et 5B-10B)**

**A).** Le dispositif d'Arbocel et la localisation des parcelles de forêt primaire perturbée (Arbocel AI et BI) et de forêt secondaire (Arbocel AII et BII).

**B).** Le dispositif "Biodiversité" et la localisation de la parcelle de forêt primaire intacte (5B-10B) au sein de la parcelle de 10 ha inventoriée.

- La parcelle d'Arbocel (Figure 5a), située au point kilométrique 14 a été aménagée en 1976 par la "International Forestry Consultants" dans le but d'évaluer la faisabilité d'une exploitation papetière des bois guyanais sur une parcelle témoin de 25 ha (Toriola, en cours). L'ouverture des pistes de débardage et l'abattage des arbres de DBH > 20 cm à l'exception des Chrysobalanacées ont été simultanés. Plus tard, le C.T.F.T. est intervenu pour "nettoyer" les arbres restants et le passage accidentel du feu a éliminé les restes de houppiers laissés au sol et les arbres non abattus. Finalement, si Arbocel n'était pas destiné à devenir une coupe rase, la série d'événements précités a transformé une forêt mature en abattis sur brûlis. Autour du carré de 25 ha dont on connaît avec certitude l'âge de la succession forestière (20 ans en 1996), la lisière de la forêt non exploitée a subi le débardage et le stockage des troncs coupés. Cette frange forestière, de quelques dizaines de mètres, est composée à la fois d'espèces de forêt primaire qui forment le "squelette" structural et d'espèces de forêt secondaire qui occupent et comblent tous les espaces du sous-bois. Le stockage et le débardage des troncs provenant de la coupe rase a considérablement perturbé le sous-bois en écrasant les petits ou les jeunes arbres et en compactant le sol. Aujourd'hui, ces arbres en décomposition sont utilisés comme support nutritif par les *Cecropia sciadophylla* qui forment un système racinaire anastomosé rappelant celui des figuiers étrangleurs. Les parcelles d'Arbocel, A et B, sont positionnées de manière à traverser ces deux types de forêt perturbée, la forêt secondaire provenant de la coupe rase (Arbocel AII et BII) et la forêt primaire ayant subi l'insertion d'espèces secondaires, forêt secondarisée ou forêt primaire perturbée (Arbocel AI et BI).
- La parcelle "Biodiversité" (Figure 5b) a été créée en 1987 dans le but d'établir un inventaire précis et référencé de tous les arbres afin d'aborder la variabilité spatiale puis temporelle du peuplement à l'échelle locale. La superficie inventoriée est de 12 ha dont 10 sont contigus. L'ensemble s'inscrit dans une grille de 1000 X 1000 m dont chaque carré unitaire de 1 ha est repéré par une lettre en abscisse et un chiffre en ordonné. La bande continue de 10 ha couvre l'intégralité de la bande B. L'identification des arbres (DBH ≥ 10 cm) a débuté par une phase d'échantillonnage systématique de 1987 à 1992 et la création d'un herbier de référence par M-F. Prévost et D. Sabatier. Plus de 6000 individus, repérés et identifiés constituent les informations de l'inventaire qui seront utilisés lorsqu'il s'agira d'arbres de DBH supérieur à 10 cm. Au sein de cette parcelle de 10 ha, la parcelle structurale de forêt primaire intacte coïncide avec celle de JF. Molino étudiée pour la diversité floristique des arbres (DBH=2-10 cm). La superficie de 1 ha est réalisée par une bande continue de 500 m sur 20 m de large qui recouvre les indices extrêmes de richesse spécifique au sein du bloc de 10 ha (Prévost et Sabatier, 1996). L'orientation est la même que la parcelle de 10 ha (130° - 310 ° par rapport au Nord magnétique) et les placettes ou quadrats se superposent (Figure 6). Toutes références à l'identification ou à la localisation des arbres (DBH ≥ 2 cm) sont issues des informations de D. Sabatier, M-F. Prévost et J-F. Molino. La parcelle structurale de forêt primaire a été choisie pour la quantité de données référencées et la très bonne connaissance floristique des arbres de ce site, elle est appelée parcelle 5B-10B en référence à la numérotation générale du dispositif.

**Figure 6 : Localisation de la parcelle 5B-10B de 1ha dans la parcelle 1-10B de 10 ha.**

**A)** - Dispersion des 6235 arbres de DBH > 10 cm sur la parcelle "Biodiversité" de 10 ha (*Remarque : les points sont dessinés à l'échelle et proportionnels au DBH de chaque arbre*) **B)** - Dispersion des 2321 arbres de DBH = 2-10 cm sur la parcelle 5B-10B de 1 ha.

a) Description de la parcelle 5B-10B de forêt primaire

La topographie de la parcelle est révélatrice de l'hétérogénéité du cadre géographique de l'étude (Figure 7). La carte de la diversité floristique est extraite des données de Prévost et Sabatier obtenues sur la parcelle de 10 ha. Elle est calculée sur des fenêtres mobiles de taille croissante qui balaient la parcelle avec un pas de décalage de 0,01 ha. A chaque pas de balayage, l'indice de Mac Intosh est calculé (Prévost et Sabatier, 1996). La représentation du maillage permet d'analyser visuellement l'évolution de la diversité spécifique des arbres de DBH supérieur à 10 cm le long de la parcelle. La description topographique servira de support à l'énoncé des différents milieux ou paysages forestiers de la forêt primaire. D'est en ouest selon l'axe Y de la parcelle, on distingue 8 séquences (ou topotypes) successives :

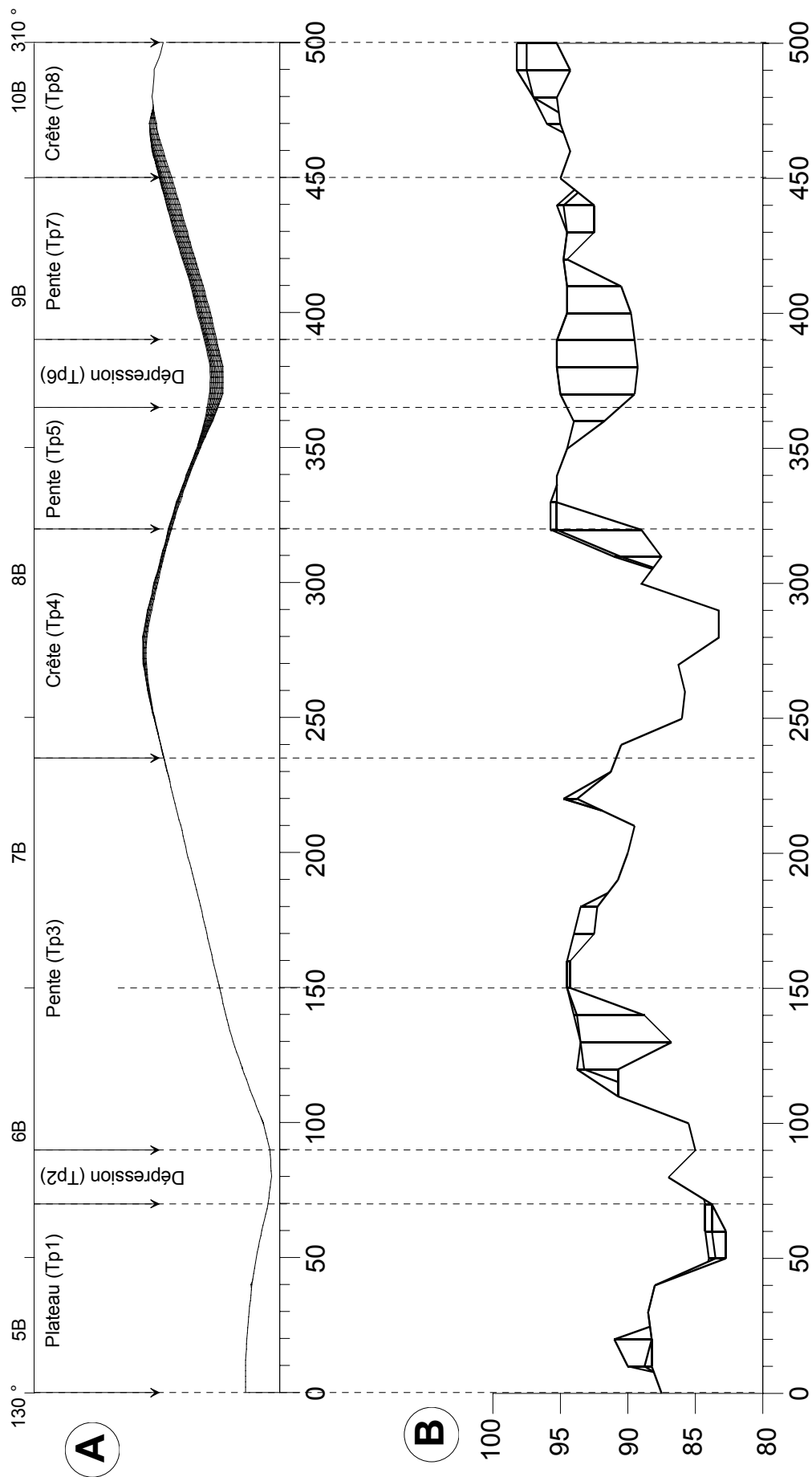
1. De 0 à 70 m (Tp1), la pente moyenne est inférieure à 7 %, constituant la fin d'un méplat. Le drainage est libre. La structure de cette partie de forêt paraît homogène, les arbres sont grands, le sous-bois est dégagé et l'absence de lianes révèle un état sylvigénétique stable, sans chablis récent (Caballé, comm. pers.). Ponctuellement, les palmiers acaules<sup>2</sup> et plus particulièrement *Scheelea maripensis*, constituent des agrégats. La descente vers le bas-fond est marquée par une augmentation progressive du nombre des épiphytes et en particulier *Philodendron insigne* qui forme des manchons continus depuis 8-10 m du sol jusqu'aux premières fourches des arbres et par une diminution de la diversité spécifique des arbres.

2. Entre 70 et 90 m (Tp2), une petite ruisseau ("crique") traverse un terrain légèrement incurvé qu'il inonde périodiquement et où abondent les Monocotylédones terrestres herbacées (*Astrocaryum paramaca*, *Rapatea paludosa*, *Heliconia acuminata*, *H. richardiana*, *Phenakospermum guyannense*, *Ischnosiphon obliquus*, *Thurnia sphaerocephala*, *Spathiphyllum humboldtii*, *Spathanthus unilateralis*) ou arborescentes (les palmiers *Euterpe oleracea*, *Jessenia bataua*) caractéristiques de ce type de "bas-fond". La structure est caractéristique des bas-fonds, c'est-à-dire marquée par une strate herbacée et une strate arborescente de Monocotylédones et un vide prononcé dans la partie centrale (de Granville, 1978). La diversité spécifique des arbres est parmi la plus basse de toute la parcelle.

3. Entre 90 et 235 m (Tp3), la pente est importante, de l'ordre de 26 %. Si elle constitue un toptype homogène, cette portion de parcelle est en revanche divisible en deux sous unités caractérisées à la fois par une structure et un état sylvigénétique contrasté et un cortège floristique distinct. La première portion, entre 90 et 150 m c'est-à-dire jusqu'à la fin du 6B, est perturbée par une série de chablis d'âges et de tailles différents. Ces chablis sont orientés dans le sens de la pente et la taille des troncs au sol témoigne d'une forêt anciennement haute. En janvier 1995, un chablis important s'est formé par la chute d'un très grand *Dendrobangia boliviana* supportant un *Coussapoa angustifolia*.

---

<sup>2</sup> Les palmiers acaules ont en réalité un stipe souterrain à géotropisme positif (de Castro dos Santos, 1981)



**Figure 7 : Relations entre la topographie et la diversité floristique**

**A)** - La topographie et les 8 topotypes de la parcelle 5-10B. **B)** - Evolution de la diversité floristique des arbres de DBH > 10 cm estimée par l'indice de Mac Intosh (Extrait des données calculées sur 10 ha par Sabatier et Prévost, 1996).

Au cours de mon séjour, ce secteur a subi une transformation continuelle. Dans l'autre portion du topos, c'est-à-dire, dans tout le 7B, la forêt est dans un état sylvigénétique plus stable quoique la canopée révèle d'anciennes trouées aujourd'hui comblées par des lianes ou exploitées par les palmiers arborescents (*Astrocaryum sciophilum*, *Jessenia bataua*). Cependant, les traces au sol de ces perturbations (tronc disloqué, absence de buttes de déracinement) indiquent que ces arbres sont morts sur pied puis tombés par fragments. Dans toute cette portion, les arbres morts sur pied sont fréquents, qu'ils appartiennent à la canopée ou au volume forestier. Parallèlement, le sous-bois est "envahi" de *Rinorea amapensis* qui constitue des réseaux continus de feuillage à quelques mètres du sol. La multiplication végétative du *Rinorea*, par drageons ou par rejets d'origine traumatique, semble être la cause de cette invasion et ce phénomène se retrouve, dans cette portion, chez plusieurs espèces d'arbres (*Lecythis idatimon*, *Protium heptaphyllum* ou *Pouteria brachyandra*). La dislocation des arbres morts sur pied entraîne une augmentation des traumatismes qui favorise l'expression de la multiplication végétative. Une étude précise des rejets et leur cartographie sur cette portion de forêt devrait être mise en relation avec la répartition des arbres morts sur pied pour confirmer cette hypothèse. Probablement beaucoup d'espèces d'arbres se révéleraient susceptibles de se multiplier par cette voie dans cette portion de forêt.

4. Entre 235 et 320 m (Tp4) la topographie évolue peu ; c'est une zone de crête dont le sommet est marqué par un chablis qui se perpétue depuis plusieurs années (Prévost, comm. pers.). La diversité floristique des arbres est parmi la plus basse de toute la parcelle. De part et d'autre de cette perturbation, la forêt est dense et composée de nombreuses espèces héliophiles (*Pourouma sp.*, *Cecropia obtusa*, *Schefflera decaphylla*, *Jacaranda copaia*) qui bénéficient de la lumière latérale du chablis de crête.

5. Entre 320 et 365 m (Tp5), la pente est très abrupte (34 %) et la proximité du bas-fond se fait sentir par une augmentation significative du nombre d'épiphytes autant en nombre d'individus qu'en nombre d'espèces et à la fois sur le tronc (*Philodendron insigne*, *P. scandens*) et dans la couronne (*Orchidaceae*, *Bromeliaceae*, Ptéridophytes) des arbres (Henry, en cours). La diversité floristique des arbres est parmi la plus forte de la parcelle.

6. Entre 365 et 390 (Tp6), une petite dépression se termine par un bas-fond situé en dehors de la limite Nord de la parcelle. Contrairement à Tp2, cette dépression n'est jamais inondée et les espèces ne sont pas caractéristiques des bas-fonds. Cependant, la proximité de la zone inondée se fait sentir par la présence de plusieurs *Tovomita sp.* aux racines échasses.

7. Entre 390 et 450 m (Tp7), la pente de 28 % est symétrique à Tp5 par rapport à Tp6, la forêt est cependant très différente. Sa structure forestière la rapproche de la deuxième portion de la pente Tp3. Les *Rinorea amapensis* sont abondants en sous-bois et de nouveau, la relation entre les arbres morts sur pieds et la multiplication végétative peut être proposée pour interpréter l'abondance de cette espèce.

8. Entre 450 et 500 m (Tp8), une crête précède la pente abrupte au delà de la parcelle. L'indice de diversité floristique est maximal au sommet de cette crête. Cette fois, la structure est comparable au méplat Tp1. Les arbres sont hauts, le sous-bois est dégagé. L'absence de lianes et de traces de perturbation récente, au sol ou dans la canopée, indique que la forêt est dans un état sylvigénétique avancé.

**b) La répartition diamétrale selon la topographie de la parcelle 5B-10B**

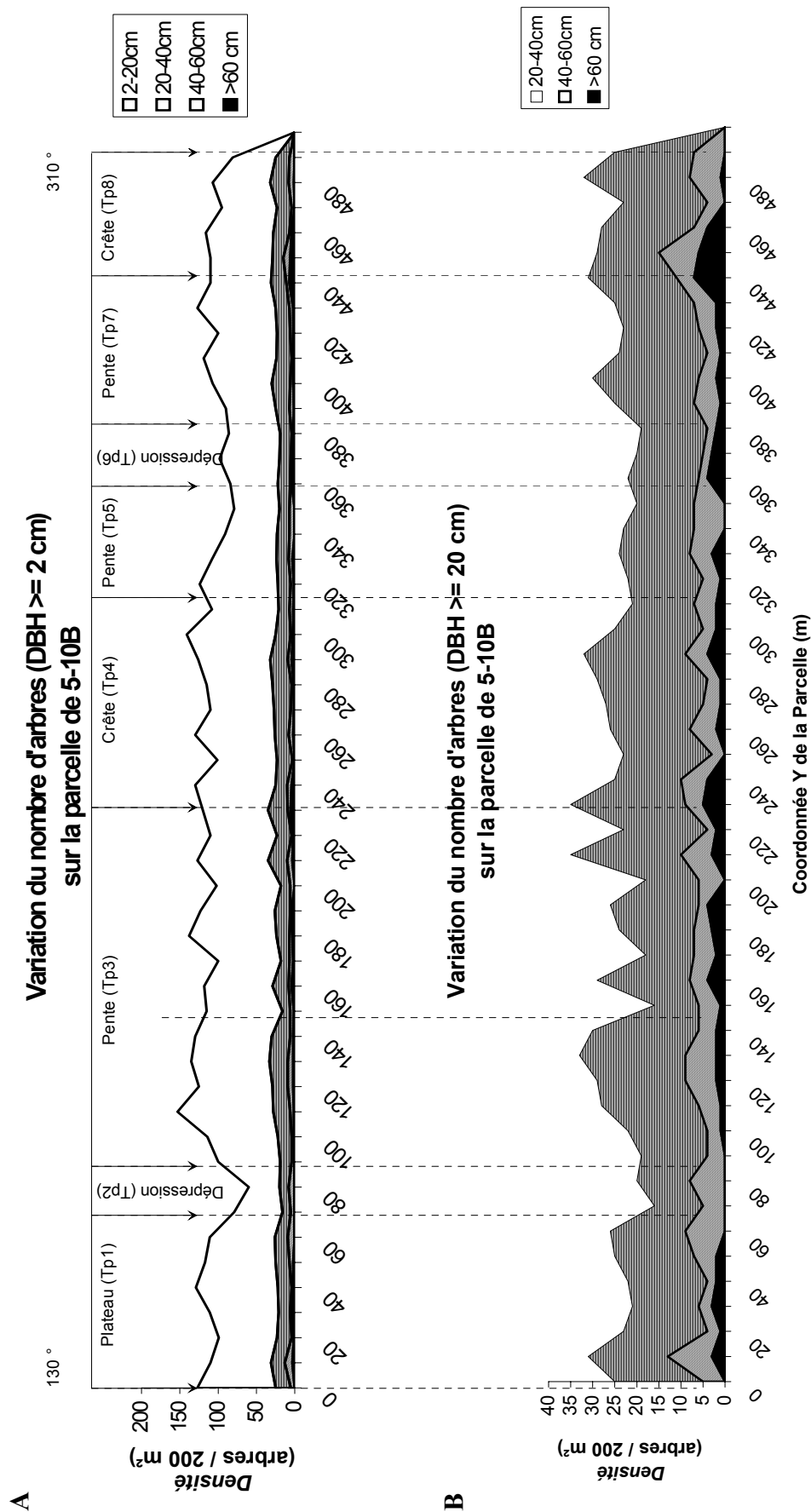
La structure diamétrale du peuplement est généralement utilisée pour mettre en évidence la relation d'équilibre qui lie les jeunes individus aux arbres adultes. Cette relation s'ajuste à une courbe exponentielle décroissante qui indique que le taux de mortalité annuel entre les différentes classes de diamètres varie peu (Rollet, 1969, 1974; Hladik, 1982), les différences dépendant généralement de l'effectif et de la superficie considérés (Riera, 1995). Pour Rollet (1974), l'ajustement des structures diamétrales à une exponentielle est acceptable pour des superficies comprises entre 2 et 16 ha mais plus au-delà de 32 ha. Notre parcelle de 1 ha se situe en deçà de cet intervalle de fiabilité, la droite d'ajustement linéaire est donc volontairement occultée de cette analyse.

Dans la forêt brésilienne proche de Manaus, Guillaumet et Kahn (1982) notent que : « *La forêt de plateau, (...), est relativement homogène et marquée par la présence d'un ensemble supérieur d'arbres du présent, bien que peu développé, apparaissant comme un niveau d'émergents. Les pentes dans leur ensemble sont plus hétérogènes. Les bas-fonds se séparent nettement du reste de la toposéquence, mais sont cependant très comparables entre eux.* ». Les valeurs d'aire basale sur les hauts de pente et dans les bas-fonds sont plutôt inférieures à celles obtenues sur les plateaux et les pentes. L'aire basale étant corrélée à la densité en arbres de DBH supérieur à 40 cm (Guillaumet et Kahn, Loc. cit.), les hauts de pentes et les bas-fonds seraient caractérisés par une faible densité en arbres de DBH > 40 cm par rapport aux plateaux et pentes (Rollet, 1974 ; Kahn, 1983, 1987; Basnet, 1992; Pelissier, 1995). Torquebiau (1981) montre, que dans la forêt de Los Tuxtlas (Mexique), les plus grands arbres (30-35 m) se concentrent dans les parties topographiques moins "tourmentées" et particulièrement au niveau de la transition entre rupture de pente et plateau, Bonnis (1980) arrive aux mêmes conclusions en forêt de Taï (Côte d'Ivoire). Récemment Pelissier (1995) intègre hauteur et diamètre dans une relation allométrique qu'il compare à la topographie dans la forêt d'Uppangala, en Inde. L'allométrie oppose les plateaux aux fortes pentes, les premiers étant caractérisés par des arbres plus grands. L'auteur indique que ces différences pourraient s'expliquer à la fois par une composition floristique différente et par une compétition interindividuelle plus intense sur les plateaux qui : « *pousserait les individus à s'élever au-dessus de leur concurrents* ».



L'analyse du peuplement est effectuée sur l'ensemble des 50 petites placettes de 20 X 10 m qui se succèdent le long de l'axe principal de la parcelle 5B-10B. Dans chacune des placettes, la structure du peuplement est calculée en classes de DBH de 20 cm d'intervalle (2-20 cm; 20-40 cm; 40-60 cm et  $\geq$  60 cm de DBH). Les résultats sont reportés sur la Figure 8 en courbes cumulées de sorte que la courbe supérieure (classe 2-20 cm) représente le nombre total d'arbre  $\geq$  2 cm obtenu sur chaque placette de 200 m<sup>2</sup>, c'est-à-dire la densité du peuplement. Par ailleurs, la différence entre cette courbe et celle qui lui est sous-jacente (20-40 cm) représente la proportion de la classe (2-20 cm) dans la densité totale. Du fait des différences importantes d'effectif entre les petits et les gros diamètres, la même figure est dessinée, dessous, en supprimant la classe des arbres compris entre 2 et 20 cm de DBH. Cette représentation présente l'avantage de figurer graphiquement l'évolution de la densité et le poids de chacune des classes. De plus, cette courbe est directement superposable à la topographie de la parcelle et permet donc d'apprécier l'évolution de la structure du peuplement le long de la parcelle. Il ne s'agit, en réalité, que d'une représentation "cartographique" de chaque histogramme du peuplement.

Le premier graphique est marqué par une évolution du peuplement en dents de scie dans laquelle il est difficile de distinguer les topotypes hormis les deux dépressions assez nettes (Tp2 et Tp5-Tp6). La densité ne reflète pas la distinction des topotypes, elle fluctue de placettes en placettes (entre 60 et 153 arbres par placette de 200 m<sup>2</sup>). La pente Tp3 est formée d'une alternance entre les faibles et les fortes densités qui alternent pratiquement tous les 10 m. La moyenne d'un tel site représenterait une structure de peuplement ne correspondant à aucune des placettes et par conséquent hautement improbable. La même remarque peut être faite pour tous les autres sites topographiques et dans la distribution des arbres de diamètre supérieur à 20 cm. En dehors des deux dépressions remarquables qui se traduisent par une diminution de la densité dans toutes les classes de diamètre, il est difficile d'établir une relation de parallélisme entre l'évolution de la densité des arbres dans chaque classe de diamètre, ce qui amène à penser qu'il n'y a pas de relation directe entre la topographie et la densité..



**Figure 8 : La structure diamétrale du peuplement**

**A)** - Les variations de la densité des arbres de DBH  $>$  2 cm calculée par classe de diamètre pour chaque placette de 200 m<sup>2</sup> se succédant le long de l'axe Y de la parcelle 5-10B. (Remarque : les courbes sont cumulées). **B)** - Réplique de la figure précédente sans la classe de DBH= 2-20 cm.

Calculées placette par placette sur l'ensemble de la parcelle, les corrélations entre les différentes courbes de densité ne sont pas significatives (Tableau 1), elles permettent de conclure que la structure du peuplement s'établit à grande échelle et qu'il est impossible de relier avec une même loi démographique la densité dans chaque classe de diamètre à l'échelle des placettes de 200 m<sup>2</sup>.

**Tableau 1 : Coefficient de détermination de Pearson (R<sup>2</sup>) entre les classes de DBH (calculé pour 50 placettes de 200 m<sup>2</sup>).**

	2-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	> 60 cm
2-20 cm	1			
20-40 cm	0,100*	1		
40-60 cm	0,040	0,020	1	
60 cm	0,044	0,045	0,016	1

Probabilité: \* P < 0,05 \*\* P < 0,01 \*\*\* P < 0,001

La densité est le principal facteur responsable des différences dans la structure du peuplement alors qu'elle est peu reliée, notamment sur la pente Tp3, à la topographie du site en dehors des bas-fonds. S'il est difficile d'établir les lois dynamiques qui reflètent les taux de mortalité et de survie dans chaque toptype, certaines caractéristiques moyennes permettent d'extraire des marqueurs de la tendance structurale qui évolue selon la topographie. Ces valeurs moyennes ne sont pas liées aux lois démographiques, elles ne représentent qu'un état structural ou une "tendance" du peuplement et intègrent toute l'hétérogénéité précitée. Ces caractéristiques sont exposées dans le tableau suivant pour chaque toptype (Tableau 2) :

**Tableau 2 : Caractéristiques statistiques du peuplement de chaque toptype**

	Tp1	Tp2	Tp3	Tp4	Tp5	Tp6	Tp7	Tp8	Parcelle
Densité (/ m <sup>2</sup> )	0,32	0,15	0,32	0,31	0,26	0,24	0,27	0,25	0,29
Aire basale (cm <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> )	40,86	29,75	34,69	41,29	32,33	27,40	29,0	38,90	35,71
DBH. max. (cm)	78	54,8	72	84,4	61	69	66,9	70,4	84,4

Le bas-fond (Tp2) est marqué par des valeurs faibles (pas d'arbre de DBH > 60 cm, un diamètre maximal, une densité et une faible aire basale). L'autre dépression (Tp6) est également marquée par une faible densité mais un diamètre maximal supérieur à 60 cm. Leurs peuplements ont des structures radicalement différentes. Pour une surface terrière semblable, Tp2 possède peu d'arbres mais ils sont de taille moyenne (faible densité de petits et de gros) alors que Tp6 a plus d'arbres ayant des diamètres extrêmes.

Le plateau Tp1 et la crête Tp4 sont relativement semblables et marqués par des valeurs fortes (densité, aire basale et diamètre maximum les plus élevés de la parcelle).

La toposéquence Tp5-Tp6-Tp7 est assez homogène par l'évolution de la densité quelle que soit la classe de diamètre considérée, par la faible aire basale et par un diamètre maximal plutôt faible et comparable.

La pente Tp3 et la crête Tp8 sont semblables, les valeurs sont intermédiaires, exceptée la densité générale de Tp3 qui est la plus forte de toute la parcelle avec celle du plateau Tp1. Cependant la pente Tp3 montre des valeurs de densités qui fluctuent énormément de placette en placette de sorte qu'il est difficile de considérer ce site comme une entité homogène. Les crêtes (Tp4 et Tp8) et le plateau (Tp1) possèdent les plus fortes aires basales, et se distinguent significativement des autres sites (Test Mann-Whitney,  $P < 0,01$ ).

### c) L'hétérogénéité de la parcelle de forêt primaire

La parcelle 5B-10B est composée d'une succession de paysages forestiers très différents. Les relations entre la topographie, l'état sylvigénétique, la diversité floristique et la structure diamétrale du peuplement montrent à la fois une corrélation et une indépendance des paramètres. Les topotypes de même nature ne sont pas discernables en dehors du bas-fond caractérisé par des valeurs faibles. Les deux crêtes (Tp4 et Tp8) sont très différentes par leur diversité floristique et leur état sylvigénétique. La toposéquence Tp5 - Tp6 - Tp7 ressort comme une série homogène par les caractéristiques du peuplement alors que Tp5 est, sur le terrain, très différent de Tp7. Le paysage forestier des pentes de même orientation (Tp3, Tp7) est semblable alors que la structure diamétrale ne permet pas de les rapprocher. Enfin, le plateau Tp1 et la crête Tp4 sont quantitativement très semblables bien que leur état sylvigénétique les oppose ; la crête est caractérisée par un chablis, le plateau par sa forêt structurée et sans traces de perturbation...

Il est bien difficile de caractériser une forêt par sa densité ou par le diamètre des arbres. La densité est le principal facteur responsable des différences dans la structure du peuplement alors qu'elle est peu reliée, notamment sur la pente Tp3, à la topographie du site en dehors des bas-fonds. En fonction de la densité, la structure du peuplement évolue, de placette en placette, selon des lois démographiques qu'il est difficile d'associer aux topotypes. La superficie, dénominateur de la densité, détermine la probabilité de rencontrer chaque classe de diamètre mais la signification de cette probabilité évolue, à son tour, avec la superficie. Une superficie de 1 ha est insuffisante pour caractériser le peuplement des gros arbres sur le site de la Piste de St. Elie (l'arbre le plus gros sur la parcelle de 1 ha, *Caryocar glabrum*, mesure 84 cm de DBH alors que l'arbre le plus gros sur la parcelle de 10 ha, *Pradosia cochlearia*, mesure 145 cm de DBH). Au contraire, la parcelle de 1 ha intègre une large hétérogénéité forestière dans la classe des petits diamètres (densité moyenne des arbres de DBH <10 cm calculée sur la parcelle de 1 ha est de 23,1 arbres/ 100 m<sup>2</sup>, pour des valeurs oscillant entre 7 et 45 arbres / 100 m<sup>2</sup>). La structure du peuplement est, dans ces conditions, très difficilement interprétable puisque la probabilité de rencontrer un arbre de diamètre donné évolue avec la superficie considérée.

La diversité floristique est un meilleur indicateur de l'état sylvigénétique de la forêt et de sa structure. En dehors de la toposéquence Tp5 - Tp6 - Tp7, les portions de forêt les plus organisées et les mieux structurées (Tp1, 2<sup>ème</sup> sous unité Tp3 et Tp8), sont également celles qui possèdent le plus fort indice de diversité. Inversement, les deux portions qui subissent les séries de chablis (1<sup>ère</sup> sous unité de Tp3 et Tp4) ont une diversité spécifique faible.

## **B. Outils**

### **1. Le télémètre optique**

En forêt, les arbres sont mesurés le plus fréquemment par un système optique. La relation géométrique de triangulation entre la position de la mesure, le haut et le bas de l'arbre permet de déduire la hauteur verticale de l'arbre. La mesure angulaire est au cœur de la fiabilité des appareillages, elle permet de mesurer l'angle qui sépare le plan horizontal du sommet et du bas de l'arbre. En forêt tropicale de plaine, si l'on mesure un arbre de 40 m depuis un point situé également à 40 m de son pied sur un sol horizontal, une erreur d'1° de mesure se traduit par une erreur de  $\pm 1,4$  m. Cette erreur augmente avec la taille de l'arbre et/ou quand diminue la distance entre l'observateur et la base du tronc. Elle se cumule avec l'erreur induite par les irrégularités du terrain, lorsque la distance au sol est mesurée en déroulant un ruban métrique. Cette dernière atteint 1 m par mètre d'erreur de la mesure au sol, et peut être réduite en utilisant un système optique (dendromètre Blume-Leiss à clisimètre). Ce type d'instrument, qui implique la présence d'une mire sur l'objet mesuré, ne peut pas être utilisé pour mesurer directement la hauteur des d'arbres. En dehors des erreurs liées à la précision de la mesure, ces techniques sont soumises aux difficultés de repérer la cime de l'arbre en forêt. Dès que l'on s'éloigne du tronc, il devient difficile de savoir quelle partie de la couronne est visée et s'il s'agit réellement du point le plus haut de l'arbre. De plus ces techniques sont assez fastidieuses : il faut chercher le meilleur angle de vue, trouver le point le plus éloigné de la couronne offrant la meilleure visibilité, positionner et repérer la mire... Finalement, par défaut technique, la hauteur des arbres n'est pas un paramètre retenu dans les inventaires forestiers.

Dans ce travail, la mesure de hauteur est le paramètre quantitatif indispensable. Un télémètre optique, mesurant les distances sans mire, a donc été spécialement mis au point. A partir d'un appareil photographique reflex et d'un téléobjectif les distances peuvent être appréciées sur l'échelle graduée de l'objectif. Afin d'accroître la précision de la mesure, un potentiomètre SFERNICE linéaire mono-tour de type PEP30P et de 220 ohms est associé au téléobjectif par l'intermédiaire d'une bague d'engrenage (Figure 9a-b). La mise au point, à travers la visée reflex et du stigmomètre, se traduit par une rotation de l'engrenage et du potentiomètre. La lecture des valeurs de résistance depuis un multimètre digital traduit la mise au point en une valeur de résistance comprise entre 0 et 220 ohms. L'engrenage est calibré de sorte qu'un tour complet du potentiomètre corresponde à une rotation complète du téléobjectif. La mesure minimale à travers l'objectif se traduit par

une résistance nulle, la valeur maximale par une résistance de 220 ohms. Le choix de l'objectif dépend donc de la gamme des distances recherchées. Un objectif de 50 mm permet approximativement de mesurer des distances entre 40 cm et 5 m. Au delà, l'objectif est calé sur l'infini optique et en deçà sur la limite de mise au point. Le téléobjectif utilisé ici (400 mm, de marque SIGMA ) offre une gamme de distances comprise théoriquement entre 4 et 60 m environ. L'étalonnage du télémètre est effectué au sol, sur une surface horizontale. La mesure de résistance traduit alors une distance selon la courbe d'étalonnage (Figure 9c) et l'équation de corrélation inverse (1) :

$$\text{Distance (m)} = \frac{-908,794769}{R(\Omega) - 213,18602} \quad (1)$$

A partir de cet étalonnage, une mise au point à travers l'appareil photographique reflex sur un objet se traduit directement par la distance linéaire entre l'appareil et le plan de l'objet. En forêt, cet ensemble se manipule aisément. Fixé sur un trépied, le télémètre est disposé au pied de l'arbre, orienté vers le haut tandis que la verticalité est vérifiée par un clinomètre (Figure 10a). La bague de l'objectif est placée à l'infini optique et la cime de l'arbre est floue. La bague est progressivement tournée jusqu'à observer une partie nette de la cime (Figure 10b-c) sur le verre dépoli de l'appareil reflex. Dans le champ optique, la première partie nette correspond au point le plus haut. La résistance est simplement lue sur le multimètre et la hauteur est traduite selon l'équation (1) sur laquelle il convient de rajouter la hauteur du trépied, soit 1,3 m dans notre cas. Le champ optique délimite la plage mesurée et dépend de la distance de mise au point et de la focale de l'objectif. Dans notre cas, la plage, qui se définit par deux cotés inégaux proportionnels au format photographique usuel (24 x 36 mm), se calcule par les équations géométriques suivantes :

Longueur du petit côté (m) = 0,06 x distance (m)

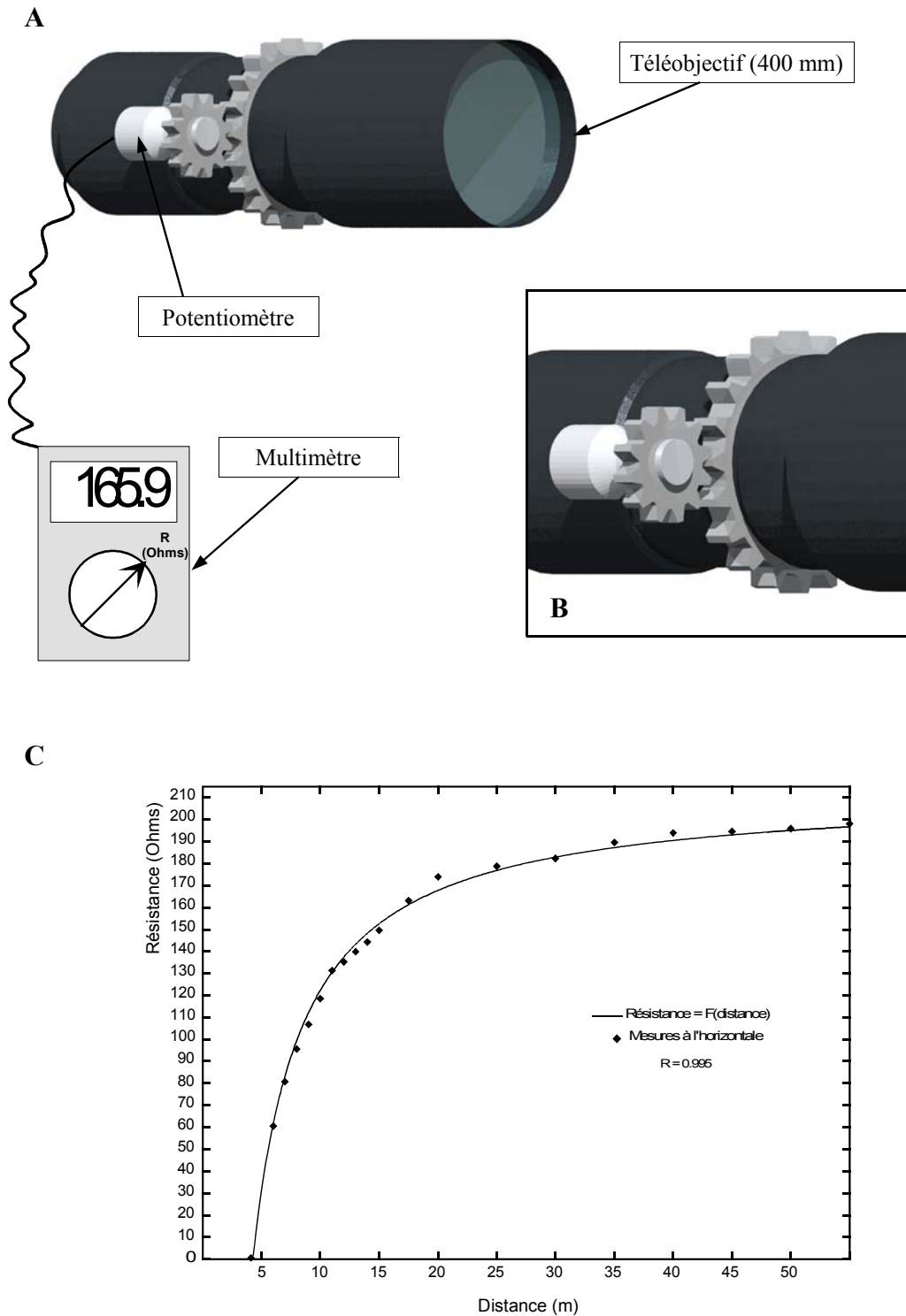
Longueur du grand côté (m) = 0,09 x distance (m)

A une distance de 40 m, le verre de visée couvre une largeur réelle de 3.6 m et une longueur de 2.4 m. Avec ce paramètre optique, le point le plus haut de la couronne peut être recherché sur une surface qui augmente avec la taille de l'arbre. De plus, l'utilisation d'un téléobjectif de 400 mm permet de grossir considérablement l'objet mesuré. A un tel grossissement, l'utilisateur distingue les rameaux, les feuilles, les fleurs, voire la nervation des feuilles dans certains cas. La confusion entre deux cimes juxtaposées n'est plus possible. Autre particularité de cette technique, la distance mesurée est celle qui sépare le plan de l'appareil photographique du plan optique de l'objet visé. Depuis l'infini jusqu'à la limite de l'objectif, la mise au point se traduit par une succession de plans optiques parallèles entre eux et de plus en plus petits. En même temps qu'un plan optique est activé, les plans situés en avant ou arrière sont occultés par la diffraction. Cette propriété optique est très intéressante pour mesurer un arbre dont la cime, cachée par un ou plusieurs petits arbres du sous-bois, est peu visible. Avec la diffraction de l'image, les obstacles sont virtuellement effacés du plan optique activé. Cette caractéristique donne des résultats

surprenants en forêt : un arbre de la canopée peut alors être mesuré à travers une trouée dans le feuillage de quelques centimètres carrés seulement (Figure 10d-g). Enfin, dans des situations très difficiles, la mesure angulaire peut être superposée à l'utilisation du télémètre. Un clinomètre est fixé sur le boîtier photographique, parallèle à la direction optique du téléobjectif. Si la cime de l'arbre n'est pas discernable à la verticale, même à travers une petite ouverture, un point de visée est recherché loin du tronc. La mesure est effectuée à travers le téléobjectif et l'angle de la mesure est lu directement sur le clinomètre sans visée complémentaire. Le point mesuré est précisément choisi en bénéficiant du grossissement de l'image. Vis-à-vis des autres appareils de mesure, pour lesquels un temps parfois très long est passé à rechercher à la fois le sommet de l'arbre et le meilleur angle de visée, la durée de la mesure est réduite tandis que la précision est augmentée. L'usage de ce télémètre n'est bien sûr pas limité à la mesure des hauteurs des arbres. En-dehors du cadre de cette thèse, il a déjà servi, toujours en forêt tropicale, à mesurer les hauteurs des sites de germination d'espèces hémipiphytes (Prosperi, en cours), les points d'inversion architecturaux des arbres (Molino et Birnbaum) ou encore les variations topographiques de la parcelle (Prévost et Birnbaum).

## **2. Autocad**

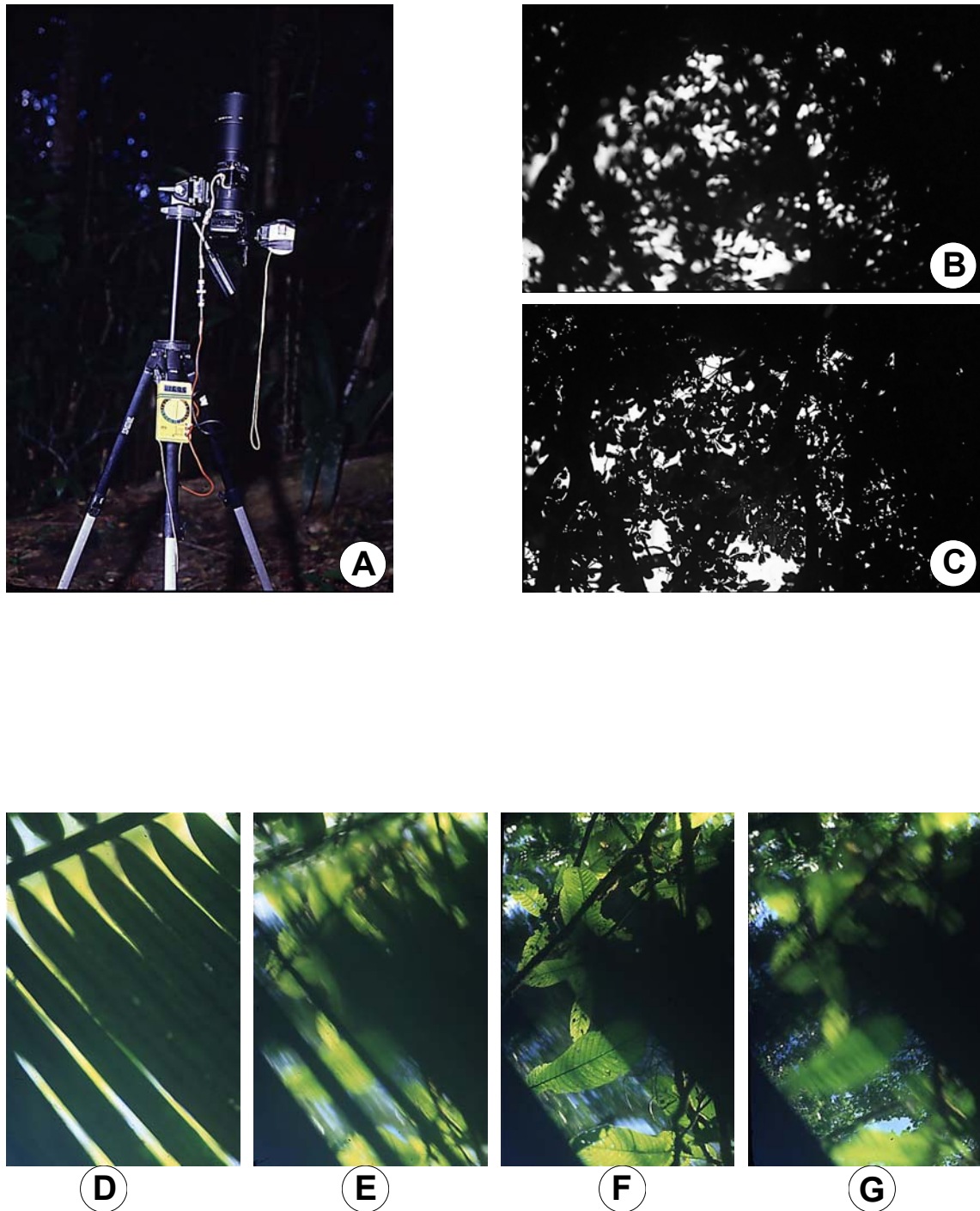
Le logiciel AutoCad R13 est utilisé pour toutes les représentations graphiques et les calculs en deux ou trois dimensions. La licence d'utilisation appartient au Laboratoire Régional de Télédétection (centre ORSTOM de Cayenne).



**Figure 9 : Principe et fonctionnement du télémètre optique**

**A)** Schéma général du télémètre optique composé d'un téléobjectif, d'une bague d'engrenage, et d'un potentiomètre relié à un multimètre digital affichant la résistance obtenue en ohms. **B)** Détail du complexe d'engrenages reliant le potentiomètre à la bague de mise au point du téléobjectif. **C)** Courbe d'étalonnage du télémètre obtenue par une série de mesures dans le plan horizontal.





**Figure 10 : Le télémètre et la mise au point optique**

**A)** Télémètre sur son trépied, *in situ*. **B-C)** Réglage de la bague de mise au point sur l'infini optique puis sur le plan optique de la canopée. **D-G)** Mise en évidence de la diffraction optique par une série de clichés superposés depuis la limite minimale du télémètre jusqu'au plan optique de la canopée. La diffraction optique permet de repérer, à travers les folioles d'un *Astrocaryum sciophilum*, situé sous la limite optique du télémètre, les différents plans de netteté qui se superposent jusqu'à la canopée.

## **C.Méthodes**

### **1. De la représentation individuelle au profil tridimensionnel**

L'objectif de cette analyse est d'acquérir des informations volumétriques sur les arbres qui composent la parcelle. Quel est le volume occupé par la couronne des arbres ? A partir de dessins obtenus sur le terrain et à l'aide de l'outil informatique, une méthode est proposée pour construire une couronne d'arbre en trois dimensions. Chaque arbre est ensuite positionné selon ses coordonnées cartésiennes X et Y et l'ensemble constitue un profil tridimensionnel. La méthode combine l'analyse graphique à celle d'une base de données contenant des informations individuelles (famille, genre, espèce, coordonnées, diamètre...) ou les informations calculées par cette méthode (volume, surface, symétrie...)

#### *a) Acquisition des données*

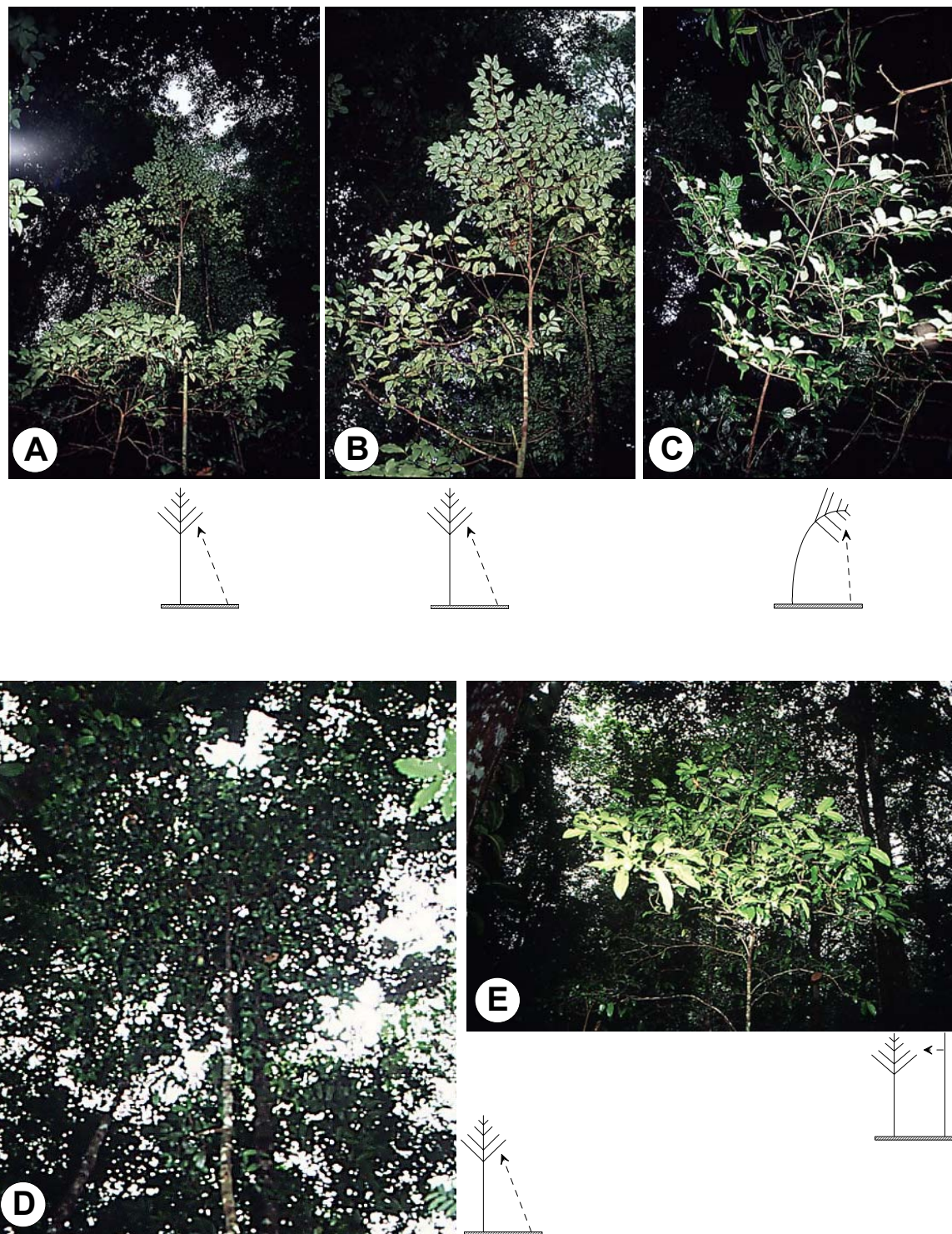
Chaque arbre dont le diamètre du tronc à 1,3 m (DBH) est compris entre 2 et 10 cm est numéroté, positionné, échantillonné et/ou identifié par J.F. Molino. Les échantillons de référence sont déposés à l'herbier de Guyane sous la numérotation personnelle de J.F. Molino.

A partir de cet inventaire, les arbres sont dessinés individuellement selon deux plans d'observation :

1. Le profil de la couronne, c'est-à-dire le contour de l'ensemble assimilateur et les branches qui le porte dans un plan perpendiculaire à l'arbre. Ce profil représente le contour que l'on obtiendrait en détournant la couronne d'un individu sur une photographie vue de face. Les hauteurs minimale et maximale de ce profil sont mesurées à l'aide du télémètre ou estimées lorsqu'elles sont inférieures au zéro du télémètre. Dans le cadre des profils tridimensionnels, l'orientation du dessin est indépendante de l'orientation de la parcelle. Pour chaque arbre, on choisit l'angle de vue le plus pertinent, c'est-à-dire celui qui offre le plus d'informations sur la forme de la couronne. Ainsi, un arbre ayant une grande branche latérale sera dessiné dans le plan de cette branche, un arbre ayant une asymétrie marquée sera dessiné dans le plan de cette asymétrie. L'angle du dessin est noté pour chaque arbre. Cet angle est mesuré directement à la boussole par rapport au Nord magnétique.
2. La projection qui représente la couronne vue du dessous et délimite la surface horizontale maximale occupée. La taille de la projection est mesurée dans quatre directions perpendiculaires, l'une d'elle devant impérativement être celle du plan d'observation du profil.

Quelques règles méthodologiques sont utilisées pour harmoniser ces données qualitatives par ailleurs soumises à une forte subjectivité artistique... Le dessin du profil est réalisé depuis une vue la plus perpendiculaire possible à la couronne. En effet, une vue oblique entraîne des erreurs de parallaxes considérables qui modifient la forme réelle du volume occupé. Les photos suivantes (Figure 11) montrent deux cas flagrants de la perception de la forme de l'arbre avec et sans l'erreur de parallaxe.





**Figure 11 : Erreurs de parallaxes dues à la vue oblique depuis le sol**

**A-B)** La forme générale de l'arbre (*Endlicheria* sp., Lauraceae) et sa partie sommitale telles qu'elles sont perçues depuis le sol, à 6,50 m de la couronne. **C)** La partie sommitale vue dans le plan du profil après la courbure du tronc. **D-E)** Divergence entre la forme de la couronne d'une Lecythidaceae (*Eschweilera micrantha*) mesurant 15,13 m observée depuis le sol et depuis le tronc d'un arbre voisin, dans un plan parallèle à celui du profil.

La première série (Figure 11a-c) concerne une Lauraceae, *Endlicheria sp.*, mesurant 6,5 m photographiée depuis le sol telle qu'elle apparaît sans corrections et telle qu'elle est réellement après la courbure du tronc. La partie projetée en avant masque considérablement la partie sommitale de l'arbre, en réalité effilée. La seconde série (Figure 11d-e), obtenue sur un *Eschweilera micrantha*, mesurant 15,13 m montre la forme de la couronne sur une photographie obtenue depuis le sol et à 15 m du sol en grimpant sur un arbre voisin dans un plan perpendiculaire et sans erreurs de parallaxe. Une fois encore, la partie sommitale de l'arbre est entièrement masquée par l'expansion latérale des branches. La limite de 10 m n'a jamais été franchie dans les dessins réalisés depuis le sol sans qu'il y ait eu au moins une vérification de la conformité du profil à partir d'un grimper sur un arbre voisin. L'erreur de parallaxe est corrigée le plus souvent possible dès que la vue est incertaine. Les petits arbres difficilement perceptibles ne dépassant pas 10 m de haut sont courbés. Le dessin est alors réalisé dans le plan horizontal, au niveau des yeux. Dès que les arbres sont supérieurs à 10 m de haut il devient très difficile de réaliser fidèlement le dessin du profil depuis le sol. A partir de cette hauteur, le dessin est réalisé en grimpant, à l'aide de griffes, sur un arbre voisin. La vue devient horizontale et le profil est conforme à la couronne de l'arbre.

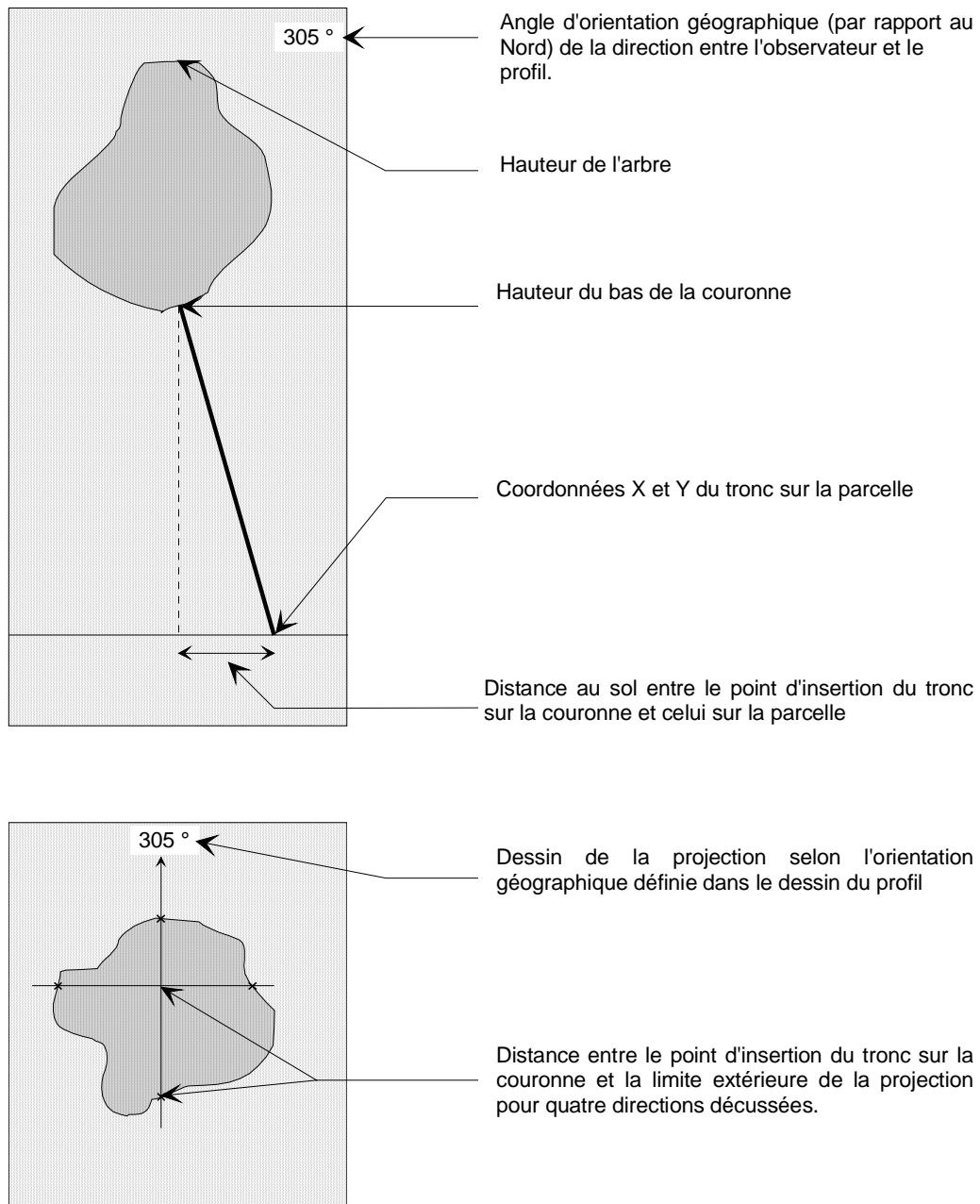
En résumé, les informations obtenues sur le terrain sont donc pour chaque arbre :

- le dessin du profil
- l'angle d'observation de ce profil par rapport au Nord magnétique
- les hauteurs minimale et maximale du profil.
- le dessin de la projection de la couronne
- la position du tronc sur cette projection
- la position du tronc sur le plan de la parcelle.

Elles sont illustrées dans la Figure 12. L'absence de l'une de ces informations rend impossible la construction en trois dimensions de l'arbre. Les données nécessaires pour la construction des arbres en trois dimensions ne diffèrent pas de celles acquises dans le cadre des profils forestiers (Davis et Richards, 1933 ; Rollet, 1968 ; Oldeman, 1974a ; Limier, 1989). Cependant, le détail des feuilles et des rameaux sur les branches ne sont pas nécessaires, le choix de l'angle de vue apporte une précision considérable dans la perception de chaque arbre et la hauteur limite de 10 m n'est jamais franchie sans qu'il n'y ait une vérification de la conformité du dessin avec la réalité. Malgré tout, la méthode est suffisamment proche de celle utilisée dans les innombrables profils forestiers existant pour qu'il soit envisageable de les transformer en profils tridimensionnels.

### Dessins de la forme de l'enveloppe

### Renseignements quantitatifs obligatoires



**Figure 12 : Les informations indispensables à la construction 3D des arbres**

(A) - Le profil de l'arbre est défini par l'orientation du dessin, la hauteur de la couronne et l'inclinaison du tronc. (B) - La projection est dessinée avec la même orientation que le profil. Les quatre longueurs croisées entre la position du tronc sur la projection et les limites extérieures de la couronne définissent les proportions du dessin.

### *b) Construction tridimensionnelle des arbres*

La construction du profil tridimensionnel passe par la reconstitution du volume de la couronne de chacun des arbres. A partir des informations collectées sur le terrain, forcément insuffisantes pour décrire un volume fractal, on ne pourra bien sûr obtenir qu'une approximation de la forme et du volume de la couronne.

L'objectif de la construction tridimensionnelle est de faire coïncider les informations obtenues sur le profil avec celles provenant de la projection de couronne. La description du protocole est volontairement restreinte au principe général de cette construction. Le lecteur désireux de connaître ses fondements géométrique et informatique se reportera à l'annexe 1 "Protocole de la construction tridimensionnelle des arbres".

La courbe qui constitue le profil marque la largeur maximale, dans toutes les directions du plan vertical d'observation, de la couronne. Celle qui forme la projection de la couronne au sol marque aussi la largeur maximale de l'ensemble assimilateur, mais dans toutes les directions horizontales et quelle que soit la hauteur.

La projection verticale au sol du profil est un segment de droite dont les extrémités  $M_1$  et  $M_2$  sont théoriquement sur la projection de la couronne (à noter que le point marquant la position du tronc n'appartient pas nécessairement à ce segment, puisqu'il n'est pas forcément dans le plan de l'observation).  $M_1$  et  $M_2$ , ainsi que les deux points du profil dont ils sont les projections au sol, sont les "points d'ancrage" du profil sur la projection (Figure 13a). Ils servent à ajuster les dimensions du profil (qui ne sont pas mesurées sur le terrain, seules les proportions étant respectées) à celles, mesurées au sol, de la projection. La longueur  $M_1M_2$  sur le plan de la projection sert de longueur de référence maximale du profil sur la projection.

Une fois ces deux courbes ajustées, la reconstitution du volume de la couronne se fait par étapes :

- Le profil est virtuellement découpé en tranche par des lignes parallèles ou par des lignes qui rejoignent des points équidistantes du sommet de l'arbre (Figure 13b). Le nombre de ligne dépend de la précision recherchée. Les points d'intersection entre ces lignes et le profil donnent deux nouveaux points  $M_1'$  et  $M_2'$ .
- Sur la projection, les lignes sont dans le même plan que le segment  $M_1M_2$  et le rapport entre leur longueur et celle de ce segment indique l'échelle avec laquelle la courbe de la projection est recalculée. La projection, remise à l'échelle du segment  $M_1'$  et  $M_2'$  est positionnée par ces points sur le profil.
- Toutes les projections obtenues par approximations successives forment ensemble un volume qui est une représentation de la couronne (Figure 13c).

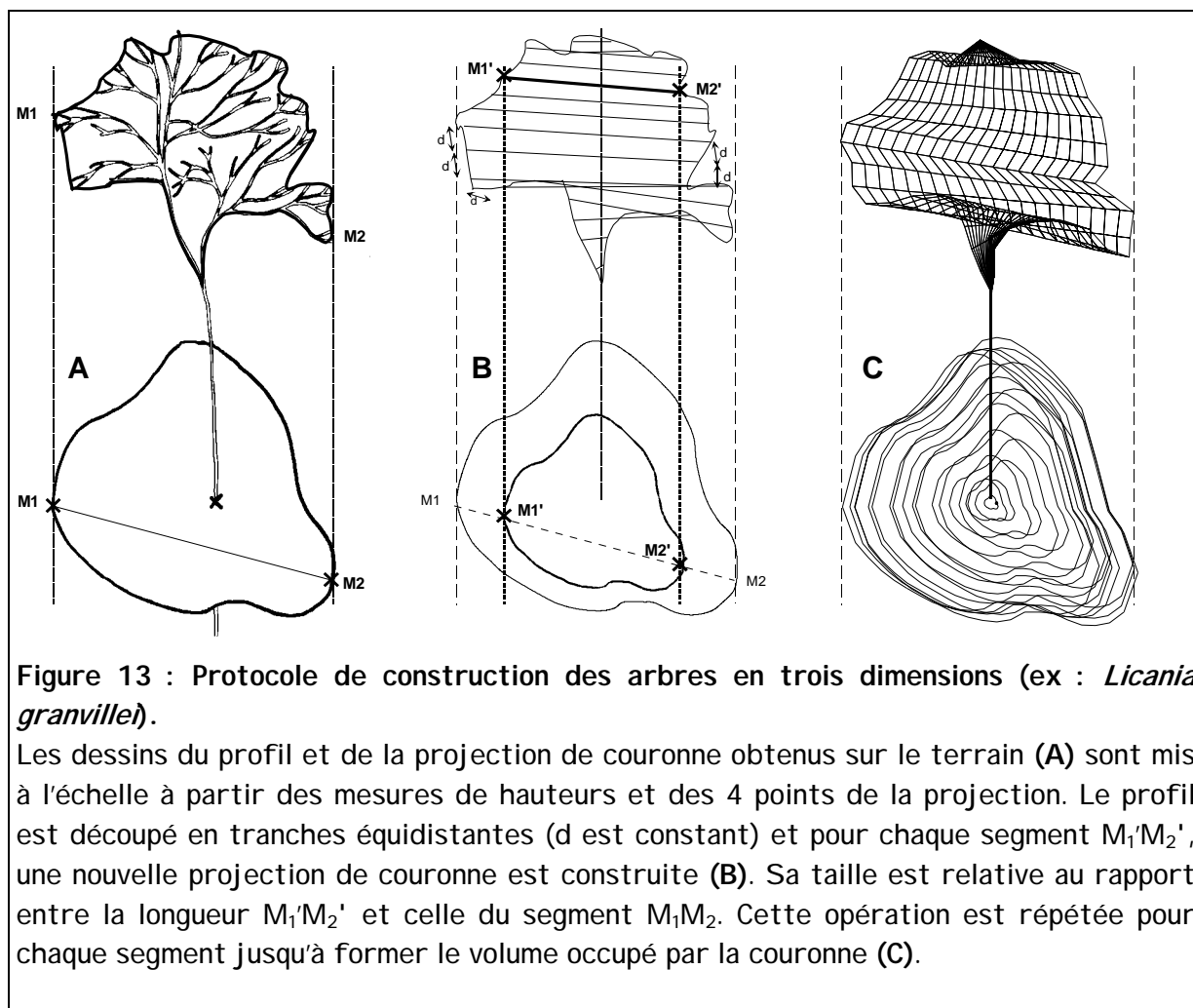


Figure 13 : Protocole de construction des arbres en trois dimensions (ex : *Licania granvillei*).

Les dessins du profil et de la projection de couronne obtenus sur le terrain (A) sont mis à l'échelle à partir des mesures de hauteurs et des 4 points de la projection. Le profil est découpé en tranches équidistantes ( $d$  est constant) et pour chaque segment  $M_1'M_2'$ , une nouvelle projection de couronne est construite (B). Sa taille est relative au rapport entre la longueur  $M_1'M_2'$  et celle du segment  $M_1M_2$ . Cette opération est répétée pour chaque segment jusqu'à former le volume occupé par la couronne (C).

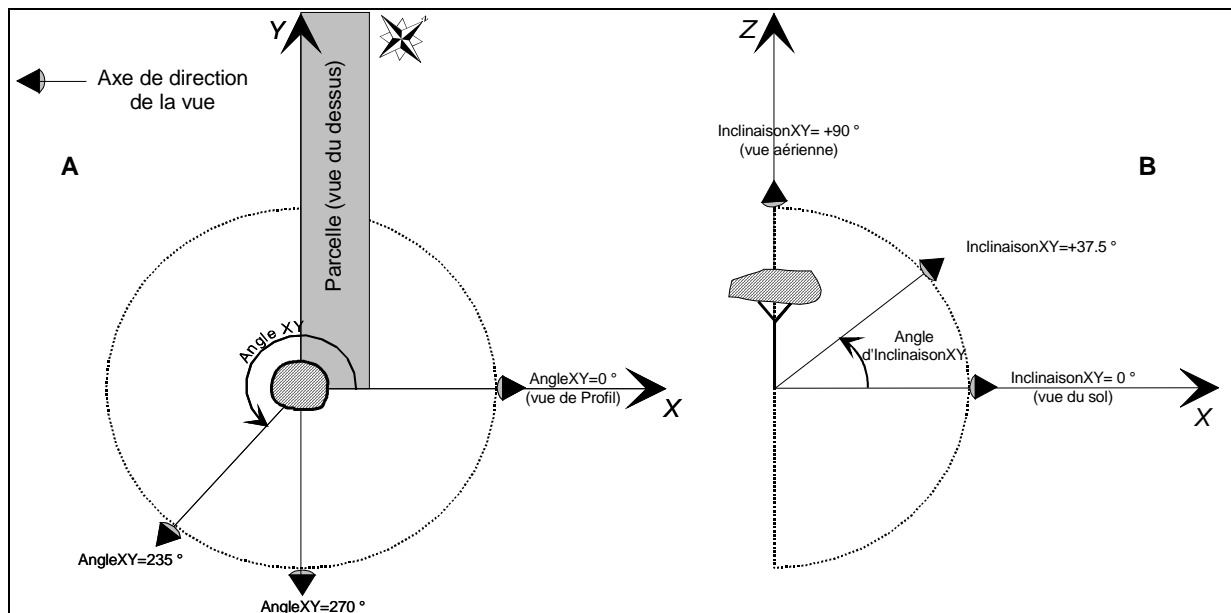
### c) Observation du profil 3D = les vues 3D et les plans de délimitation

Chaque arbre ainsi créé est positionné sur la parcelle selon ses coordonnées respectives et l'angle d'observation sur le terrain. L'opération informatique est confiée au logiciel AutoCad R13 conçu spécifiquement pour la représentation tridimensionnelle. Lorsque le profil est créé il peut être observé depuis n'importe quel point de l'espace. Les vues du profil sont définies par les coordonnées géométriques du point d'observation et du point observé selon le plan XY, le plan XZ ou le plan YZ. Ainsi une vue du dessus, c'est-à-dire la visualisation habituelle du plan des projections de couronne correspond à une vue dans le plan XY et selon une altitude Z. Plus l'altitude Z est faible, plus la vue se rapproche du sol. Une altitude Z de 10 m ne montrera que les arbres dont la hauteur est inférieure à 10 m. La vue latérale, celle de l'observation des profils en 2 dimensions, est définie dans le plan YZ et selon une coordonnée X qui fixe la distance du point de l'observation. Plus cette coordonnée X est grande plus le profil est vu dans son intégralité. Le plan XZ montre une vue de face de la parcelle, c'est-à-dire une vue de l'épaisseur du profil, laquelle est

réduite à 0 dans un profil classique en deux dimensions. Plus la coordonnée Y est importante, plus l'observateur se déplace dans le sens de la parcelle.

Pour clarifier la vision tridimensionnelle l'angle de vue est rapporté à deux paramètres géométriques uniques (Figure 14) :

- L'angle de rotation du plan XY (Figure 14a). L'angle de rotation de la vue par rapport au plan XY positionne l'observateur par rapport au sens de la parcelle. Si la vue est dans le sens de la parcelle, l'angle entre l'axe X et l'observateur indique  $270^\circ$ . Une vue perpendiculaire au sens de la parcelle coïncide avec l'axe X, l'angle de vue est donc  $0^\circ$ .
- L'angle d'inclinaison du plan XY (Figure 14b). Cet angle représente une altitude vis-à-vis du sol. Si l'angle est égal à  $90^\circ$  la parcelle est vue du dessus, comme en photographie aérienne. S'il est égal à  $0^\circ$  la parcelle est vue du sol et s'il est négatif la parcelle est théoriquement vue du dessous. L'angle d'inclinaison modifie l'altitude de la vue du plan XY.



**Figure 14 : Caractérisation géométrique des vues 3D.**

**A)** - L'orientation du point d'observation de la parcelle se définit par un angle de rotation autour du plan XY (AngleXY). **B)** L'altitude à laquelle est observée la parcelle se traduit par un angle d'inclinaison du plan XY entre  $-90^\circ$  (vue du dessous) et  $+90^\circ$  (vue du dessus ou aérienne).



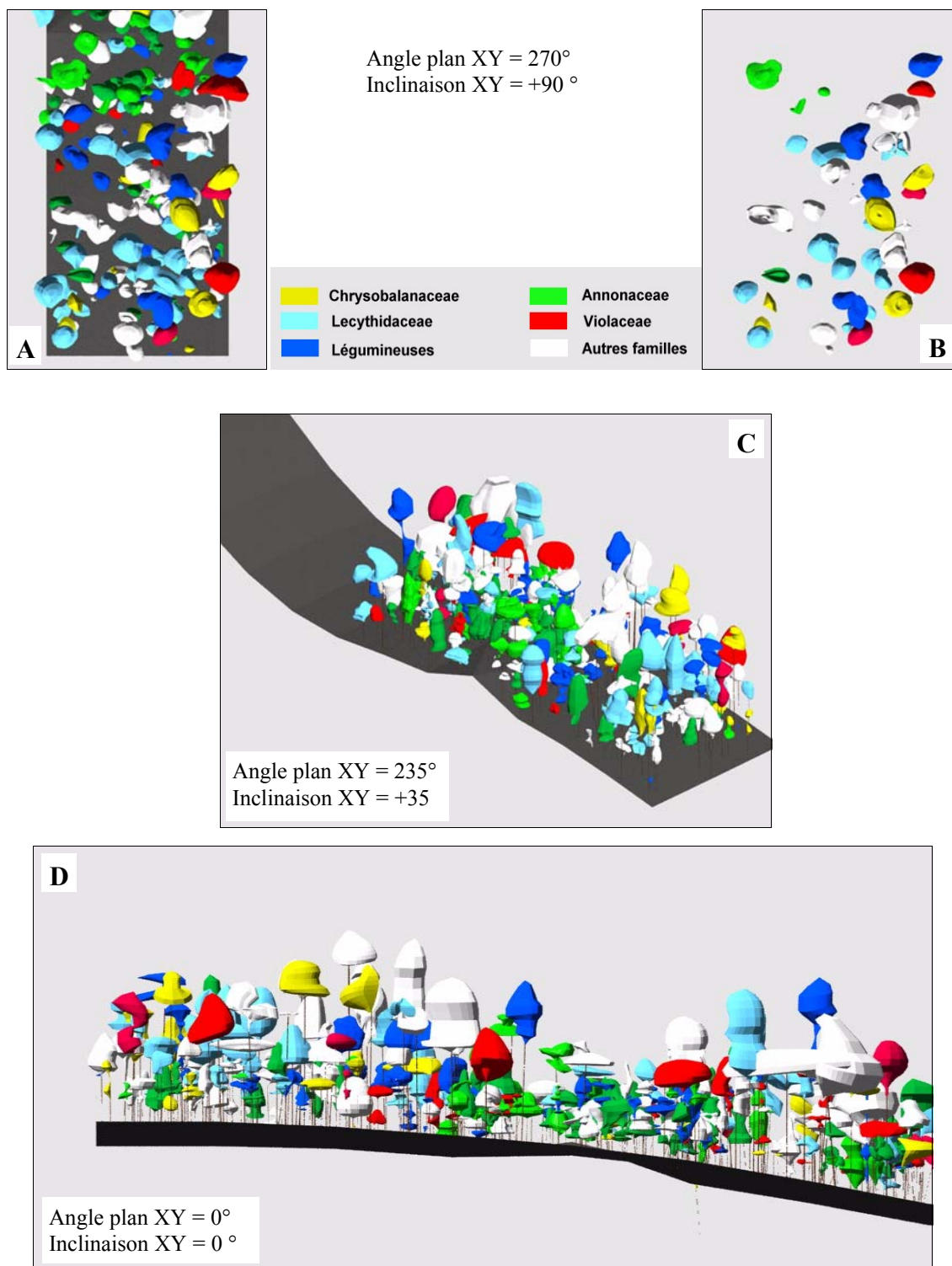
En résumé, une vue de la projection des couronnes est une vue dans le sens de la parcelle (angle de rotation du plan XY =  $270^\circ$ ) et du dessus (angle d'inclinaison du plan XY =  $90^\circ$ ). Cette vue représente la parcelle en photographie aérienne. Une vue du profil en 2 dimensions est caractérisée par un angle de rotation de  $0^\circ$  du plan XY et un angle d'inclinaison de  $0^\circ$ .

Les vues sur le profil 3D seront toujours indiquées selon ces deux paramètres symbolisées par AngleXY pour définir l'angle de rotation du plan XY et InclinaisonXY pour spécifier l'angle d'inclinaison de la vue du plan XY par rapport au niveau du sol. Différentes vues du profil 3D sont illustrées sur la Figure 15.

Quelle que soit la vue choisie, sa représentation en plan sur le papier aboutit à dessiner en 2 dimensions des arbres en 3 dimensions. Une autre caractéristique de la représentation 3D est de pouvoir définir des plans de délimitation de la vue, un plan avant et un plan arrière. Ces plans sont l'équivalent d'une coupe optique classique en microscopie. Par exemple, sur une vue aérienne (AngleXY=0, InclinaisonXY=90) représentant la projection de couronne de tous les arbres quelque soit leur hauteur, un plan de délimitation avant situé à 16 m du sol et un plan arrière situé à 10 m ne montreront à l'observateur que les couronnes ou fragments de couronnes compris entre 10 et 16 m (Figure 15b).

#### d) La base de données

Pour la réalisation des profils 3D, une base de données a été automatiquement créée, contenant les informations géométriques relatives à chaque arbre. Cette base contient également les informations acquises par J-F. Molino dans le cadre de son inventaire (N° d'inventaire, mesures de DBH, positionnement et identification botanique). Depuis cette base de données, les tris et les recherches se font à la fois sur les propriétés géométriques des arbres et sur ces informations. Avec cette base de données, la vue 3D de la parcelle peut être restreinte à une famille, un genre, une espèce, un individu et/ou à toutes les informations géométriques (volume, surface de la projection, hauteur, hauteur du fut, diamètre ...). Lorsqu'il s'agira de restreindre la vue à un groupe d'individus, le critère de sélection sera indiqué en clair.



**Figure 15 : Les vues du profil en trois dimensions**

**A)** La vue aérienne (AngleXY=270°, InclinaisonXY=+90°). **B)** Vue aérienne et les plans de délimitation (entre 10 et 16 m). **C)** La vue en perspective d'une partie du profil de la parcelle 5B-10B (entre 0 et 70 m) pour les arbres ayant un DBH compris entre 2 et 10 cm. **D)** La vue latérale du profil montre distinctement la distribution verticale des couronnes de certaines familles botanique.

## **2. L'analyse structurale tridimensionnelle**

L'objectif de cette analyse est de quantifier les espaces occupés par les couronnes des arbres aux différentes hauteurs de la forêt. En chaque point il nous faut connaître la limite minimale et maximale de chaque couronne. Ce mode d'acquisition est semblable à celui utilisé en stratigraphie pour connaître la stratification des horizons géologiques. Dans cette discipline, les méthodes sismiques sont utilisées. Elles consistent à déclencher en surface une détonation dont on connaît les propriétés physiques et d'enregistrer, à l'aide de capteurs, le retour des ondes réfléchies sur les différentes couches géologiques. En fonction du temps de réponse, la couche géologique est plus ou moins proche de la surface. Ces enregistrements sont répétés en plusieurs points le long d'une ligne. Point par point, la profondeur de la couche géologique est enregistrée par cette méthode. Plusieurs lignes parallèles permettent enfin de construire un véritable modèle tridimensionnel, dont les coordonnées X et Y représentent la position du point de détonation sur la surface terrestre et la coordonnée Z la profondeur de chaque couche géologique. Ce mode d'acquisition et de représentation est appliqué à la forêt de la Piste de St. Elie en évitant cependant, les explosions...

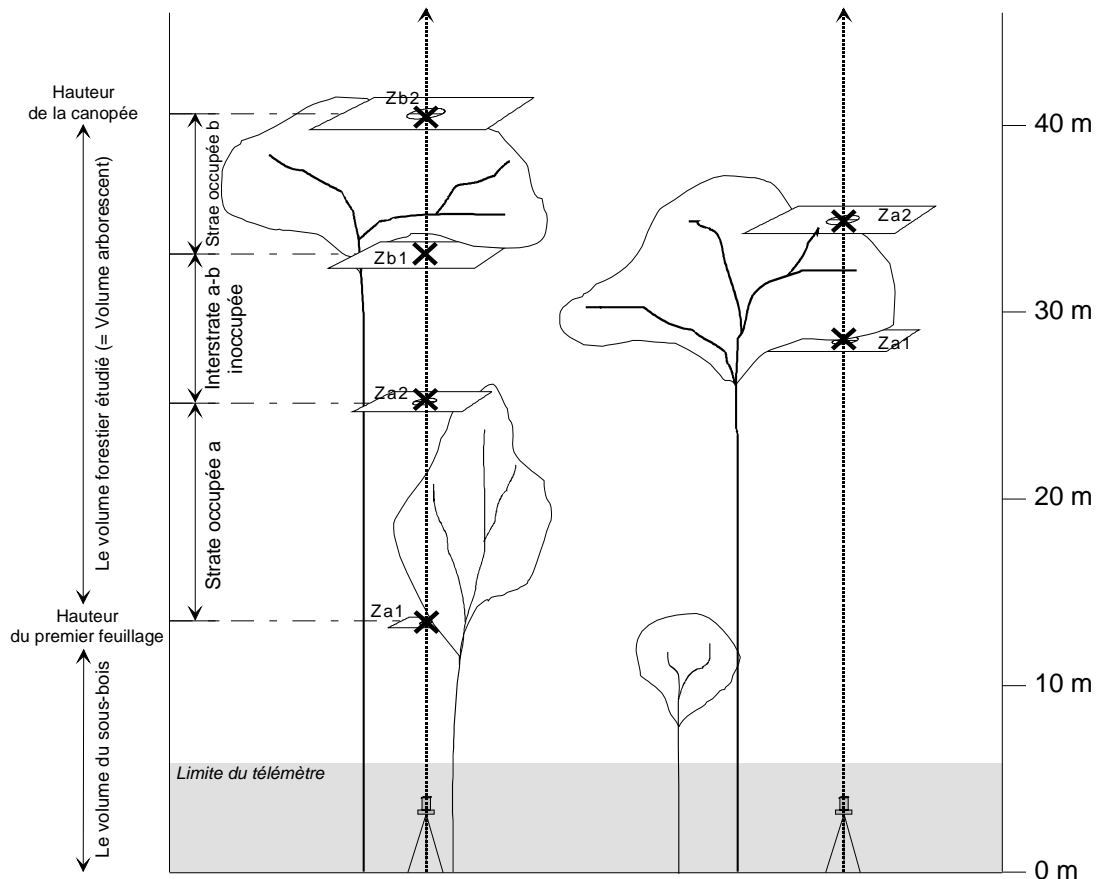
### **a) Acquisition des données**

La mesure de la coordonnée Z est obtenue à l'aide du télémètre, les coordonnées X et Y représentent toujours la position du télémètre au sol. Le télémètre est orienté à la verticale (vérification par un inclinomètre) et la coordonnée Z représente alternativement la limite minimale de la couronne puis sa limite maximale. En jouant sur la bague de mise au point on passe successivement des plans du sous-bois jusqu'au plan de la canopée et, en même temps qu'un plan est sélectionné, les plans situés devant ou derrière sont occultés par la diffraction optique (cf. Outil, Télémètre).

Un arbre est pris en compte dès qu'une partie de sa couronne coupe le cercle du prisme de la mise au point (le stigmomètre) dans le viseur reflex de l'appareil. Lorsque l'arbre est repéré, les coordonnées Z sont recherchées sur l'ensemble du plan de mise au point du viseur, elles correspondent au premier plan et au dernier plan optique de la couronne.

Le protocole de la prise de données est identique quelle que soit la parcelle (Figure 16). Le télémètre est positionné au point de mesure, orienté à la verticale et la bague de mise au point est réglée au minimum (le plan minimum se situe à 5,6m du sol, cf. §. Outils, Télémètre). Le contrôle de la mise au point est effectué à travers le verre de visée de l'appareil reflex ajusté par le stigmomètre. Depuis le point minimum, la bague de mise au point est tournée jusqu'à ce que la première couronne soit nette. La distance est notée (Z1) puis la bague est tournée jusqu'au dernier point net de cette première couronne et la distance est notée (Z2). Ce couple de coordonnées (Z1-Z2) représente respectivement les limites minimale et maximale de la première couronne. Cette opération est répétée jusqu'à la canopée. Ainsi pour chaque position du télémètre (Coordonnées X et Y) on obtient une série de couples de coordonnées Z ((Za1-Za2)(Zb1-Zb2)...(Zn1-Zn2)). Le nombre de couples (n) représente le nombre de strates, la distance entre les bornes de chaque couple

(distance entre Za1 et Za2) représente l'épaisseur de la strate occupée alors que la distance entre les couples (distance Za2 et Zb1) représente l'épaisseur de l'espace inoccupé qui sépare les strates a et b. La dernière coordonnée Z (Zn2) correspond à la hauteur de la canopée et la première coordonnée (Za1) représente la hauteur de la première couronne depuis le sol. L'ensemble des points de mesure constitue la matrice des coordonnées.



**Figure 16 : L'analyse structurale tridimensionnelle**

Schéma général de l'analyse structurale tridimensionnelle et la signification des mesures télémétriques (Remarque : les plans optiques de mise au point sont dessinés à l'échelle).

Les parcelles sont étudiées en deux passages, différents par la taille de la maille.

- Le premier passage s'intéresse à la première couche de feuillage et à la canopée, la maille est de 2 m de côté. Les mesures sont très rapides. La bague est positionnée au minimum, le premier plan optique net situé au-dessus de la limite optique du télémètre est enregistré, s'il n'existe pas, la valeur est nulle. La bague est ensuite tournée au maximum et le premier plan net en diminuant la mise au point indique la hauteur de la canopée, s'il est inférieur à la limite optique, la valeur est nulle. Les parcelles sont quadrillées selon une maille de 2 m de coté à la fois en X (11 points de mesure de 0 à 20

m) et en Y (251 points de mesure de 0 à 500 m sur la parcelle 5B-10B). Le nombre total de points de mesure est le produit du nombre de noeuds, soit  $11 \times 251 = 2761$  points de mesure sur la parcelle 5B-10B,  $11 \times 86 = 946$  points sur Arbocel A et  $11 \times 31 = 341$  points de mesures sur Arbocel B. Chaque point de mesure comporte un couple de coordonnées Z de sorte qu'en chaque point la hauteur de la canopée et du premier feuillage est connue. Ce premier passage définit les surfaces externes du volume forestier étudié et délimite une "parcelle volumétrique" contenant la totalité des informations acquises par le télémètre.

- Le second passage concerne l'intérieur du volume étudié. La manipulation est plus délicate et demande plus de temps. Il est apparu très vite qu'une maille de 2 m, soit 2761 points de mesure en forêt primaire, n'était pas compatible avec le temps imparti dans cette étude et qu'il était plus judicieux de réduire le nombre de points sur toutes les parcelles que de réduire la taille des parcelles. Pour l'intérieur de la forêt, une maille de 5 m est choisie, abaissant le nombre de points en forêt primaire à 505 (5 points de 0 à 20 m et 101 points de 0 à 500 m), 175 sur Arbocel A et 65 pour Arbocel B. Chaque point de mesure comporte une série de couples de coordonnées Z. En chaque point, le nombre de strates, la taille de chaque strate, l'espace entre chaque strate, la hauteur de la canopée et la hauteur du premier feuillage sont connus.

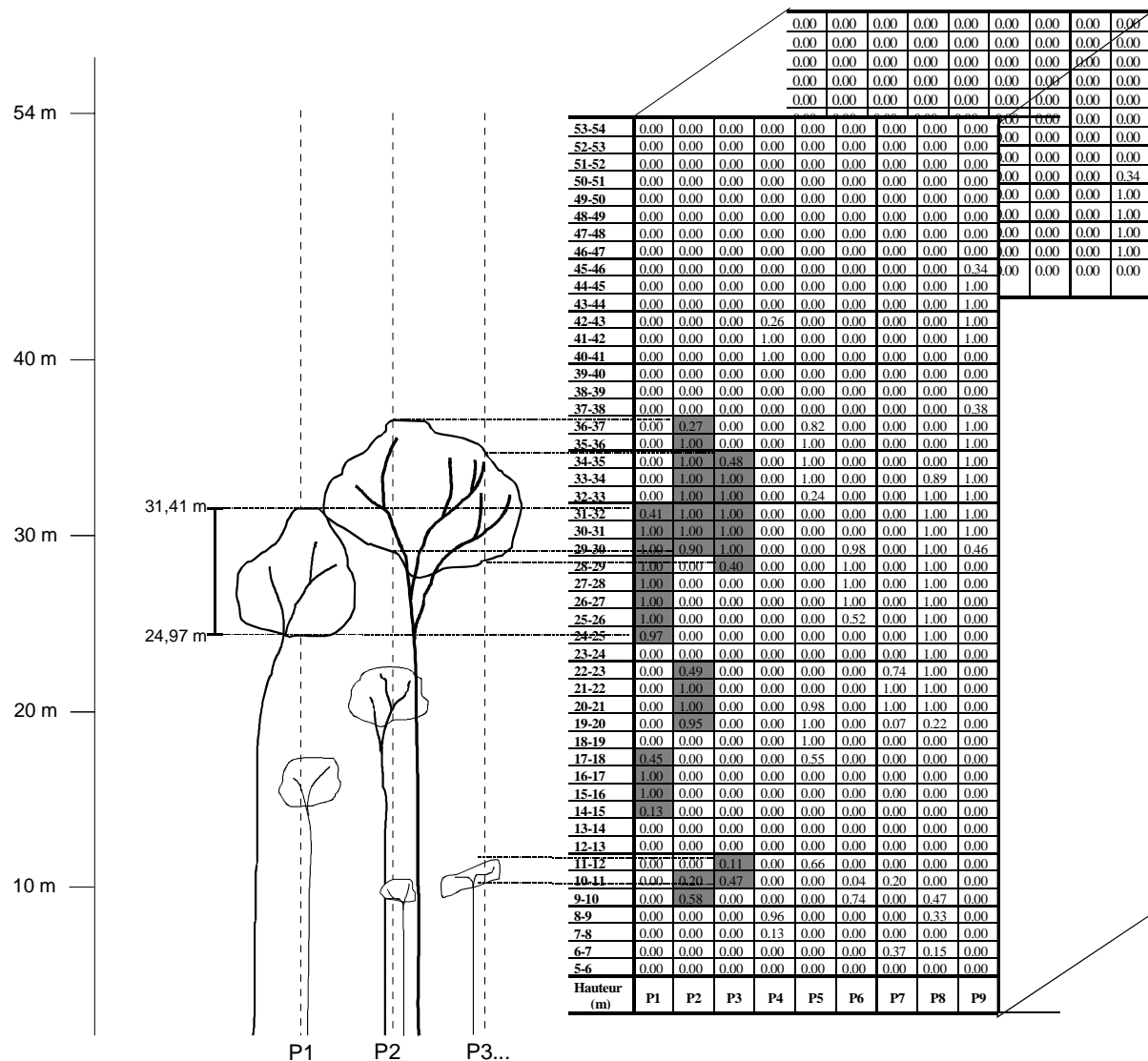
Ainsi lorsqu'il sera question des couches périphériques du premier feuillage et de la canopée, le maillage de 2 m sera utilisé alors que lorsqu'il sera question de l'analyse de l'intérieur de la forêt une maille de 5 m est seule disponible. Les deux groupes de données ne seront jamais mélangés, les comparaisons se feront entre groupes de données de même maille.

b) La représentation tridimensionnelle

Deux types de représentation sont utilisés pour exploiter cette matrice initiale de coordonnées.

1. Le maillage 3D représente une surface topographique. Comme une couverture posée sur une surface non plane, cette cartographie montre, dans le plan XY les variations altitudinales d'une couche. Point par point le maillage 3D représente une information Z pour chaque couple de coordonnées X et Y. La surface est générée par la jonction des triplets de coordonnées. Elle est utilisée pour représenter l'évolution d'un seul paramètre Z (Hauteur de canopée, du premier feuillage ou le nombre de strates...). La représentation en maillage 3D aboutit à la cartographie tridimensionnelle ou l'interpolation en courbes de niveaux. Cette technique ne permet pas de visualiser des informations hétérogènes comme les hauteurs des strates ou l'occupation verticale de l'espace qui varient en chaque point.
2. Le tableau 3D divise le plan vertical en classes de hauteurs identiques et réunit une information hétérogène dans une grille homogène. A partir de la matrice initiale des coordonnées du maillage à 5 m, le plan vertical est décomposé en classes de 1 m de haut, entre 6 et 55 m. Dans chaque classe et pour chaque point de mesure, on calcule l'occupation de l'espace comme le rapport entre la hauteur de la couronne dans la classe et la hauteur de la classe. Par exemple, si pour un point P1 on a  $Z_{a1}=9$  m et  $Z_{a2}=12,3$  m, l'occupation de l'espace est nulle (0 %) dans chaque classe de 1 m entre 6 et 9 m, entre 9 et 12 m elle est de 1 (ou 100 %), entre 12 et 13 m elle est de 0.3 (ou 30 %) et au-dessus de 13, elle est nulle (0 %). Finalement, l'occupation de l'espace revient à une participation du point de mesure dans chaque classe de hauteur et la valeur obtenue varie, comme un pourcentage, entre 0 et 1 (ou entre 0 et 100 %). La matrice initiale de coordonnées est remplacée par un tableau comportant 49 lignes, chacune représentant une hauteur de 1 m (entre 6 et 55 m) et X colonnes (505 points sur la parcelle de 500m, 175 sur celle de 170 m et 65 sur celle de 60 m) représentant chacune un point de mesure. Le tableau 3D et la méthode de discrétisation sont illustrés sur la Figure 17.

Ces deux types de représentation sont récursifs, et il devient possible de représenter sous la forme d'un maillage 3D une classe du tableau 3D. Cette cartographie montre alors les variations de l'occupation de l'espace, point par point, dans une classe de hauteur (la taille initiale des classes de 1 m pouvant être ajustée à la taille souhaitée). La différence entre une telle carte, effectuée dans la classe 15-20 m et une carte effectuée dans la classe 10-15 représente les variations de la différence d'occupation spatiale entre les deux classes de hauteur. Ce type de carte permet notamment de repérer les zones de changement d'occupation, passage occupée-inoccupée ou inoccupée-occupée sur un tableau 3D.



**Figure 17 : Le tableau 3D et la méthode de discrétisation.**

Les mesures télémétriques indiquent les hauteurs minimale et maximale des couronnes (ex : P1, H. min. = 24,97 m et H. max. = 31,41 m). Ces hauteurs sont traduites dans le tableau comme la hauteur occupée par la couronne dans chaque classe de 1 m de hauteur (ex : P1, 0,97 m dans la classe 24-25 m, 1 m dans chaque classe de 25 à 31 m et 0,41 m dans la classe 31-32 m). Cette méthode est appliquée pour chaque point de mesure et chaque strate occupée et les points sont rangés selon leurs coordonnées X et Y respectives. Le tableau 3D comporte, sur la parcelle 5B-10B, 101 colonnes, 5 rangées et 49 classes de 1 m de hauteur.

- Les surfaces horizontales délimitées par le premier feuillage et la canopée seront représentées sous la forme d'un maillage 3D ou en courbes de niveau lorsqu'il sera nécessaire de reconnaître des unités isométriques. Les dernières coordonnées télémétriques (Zn2) obtenues pour chacun des points du maillage à 2 m, constituent la canopée de la forêt ou la partie sommitale des arbres à l'interface entre végétation et atmosphère. La canopée, dans cette définition, représente une couche superficielle mince délimitée par les

feuilles des arbres bénéficiant de la lumière directe du soleil, c'est à dire l'enveloppe de chaque végétal et par conséquent l'enveloppe sommitale de la forêt qui seule est imprimée sur une photo aérienne. Cette définition s'accorde au cadre d'étude des différentes missions du Radeau des Cimes et à la définition qu'en donne Blanc (1990) « *La canopée forestière est la pellicule superficielle photosynthétique d'une cinquantaine de centimètres d'épaisseur, épousant les irrégularités de l'ensemble des couronnes d'arbres* ». Au contraire, elle s'oppose radicalement à celle utilisée par de nombreux auteurs Nord - Américains (Norman et Jarvis, 1974; Chazdon, 1985; Welles, 1990; Welles et Norman, 1991; Smith et al., 1992) pour définir l'ensemble de toutes les couronnes d'arbres (petits ou grands) qui composent la forêt : « *The canopy is the combinaison of all leaves, twigs, and small branches in a stand of vegetation; it is the aggregate of all the crowns* » (Parker, 1995), ou encore : « *Canopy structure is the organization in space and in time, including the position, extent, quantity, type and connectivity, of the aboveground components of vegetation* » (Norman et Campbell, 1989; Parker, 1995). Cette dernière définition sera utilisée, dans ce travail, pour définir la structure tridimensionnelle du volume forestier tandis que celle de Blanc (loc. cit.) définira la canopée. De la même façon, les premières coordonnées télémétriques (Za1) du maillage à 2 m, forment une surface topographique qui délimite l'espace compris entre le sol et le premier plan de feuillage. Cette surface représente les variations de hauteur ou le paysage que l'on observe en regardant la canopée depuis le sol tout en marchant... Avec la surface de la canopée, elle délimite un volume forestier qui comporte la majorité des arbres et représente, entre autres, leur zone de circulation. Ce volume sera appelé le volume arborescent puisque les épiphytes et les lianes ne sont pas incluses dans les mesures. Il est délimité par deux surfaces ondulantes, la surface arborescente inférieure (ou surface du premier feuillage) et la surface arborescente supérieure (ou surface de la canopée).

- La zone de progression et la disposition des arbres dans le volume étudié sont représentées grâce au tableau 3D. Le pourcentage ou taux d'occupation obtenu dans chaque classe de hauteur exprime une probabilité d'y rencontrer une couronne et tient compte de leur expansion horizontale. Ainsi, une valeur de 100 % représenterait un espace entièrement occupé, soit par une couronne gigantesque qui couvrirait l'ensemble de la parcelle, soit par l'addition de couronnes juxtaposées sur toute la parcelle. Cependant, le découpage de la parcelle en points de mesure équidistants de 5 m de côté est l'équivalent d'un filet de pêche dont la maille est calibrée pour la proie recherchée. Les couronnes de moins de 5 m d'envergure, fréquentes en sous-bois, échappent aux mesures du télémètre dès qu'elles sont décalées des points de mesures... Le taux d'occupation est donc fonction de la taille des couronnes et du nombre d'individus, et représente l'occupation verticale calculée comme la hauteur occupée sur la hauteur de la classe.



### III. Occupation de l'espace en forêt

#### A. Les surfaces arborescentes

##### 1. La surface arborescente supérieure (= la canopée)

S'il est inexact de dire que cette surface continue correspond à la surface photosynthétique des arbres constituant la canopée, notamment parce que les émergents créent une rupture verticale dans cette continuité, elle sert néanmoins d'indice qui permet d'estimer la fluctuation du niveau des hauteurs le long des parcelles et sera utilisée comme telle.

##### a) les variables quantitatives

Les variations du niveau de la surface topographique de la canopée sont définies par les hauteurs moyenne, minimale et maximale et les paramètres statistiques de dispersion des points autour de ces hauteurs (écart-type et médiane). Le maillage à 2 m est utilisé pour toutes les parcelles.

- La hauteur moyenne reflète la tendance de la surface topographique. L'écart-type, racine carrée de la variance, représente l'inertie des points autour du centre de gravité. En d'autres termes l'écart-type donne une appréciation de la dispersion des points autour de la moyenne. Plus il est faible, plus l'ensemble des points est concentré autour de la moyenne quel que soit le sens.
- Les hauteurs minimales et maximales représentent les émergences du plan horizontal et les variations d'ordre topographique. Les valeurs maximales représentent les arbres émergents alors que les valeurs minimales correspondent aux trouées ou à la limite inférieure du télémètre. Ces hauteurs extrêmes délimitent l'amplitude de la surface topographique de la canopée.
- La médiane sépare deux groupes de même fréquence. Plus la médiane est proche de la moyenne, plus le nombre de points de part et d'autre de cette moyenne est semblable. En d'autres termes, une médiane égale à la moyenne montre que l'ensemble des points de mesures se sépare en deux ensembles de même fréquence centrés autour de la moyenne.
- La surface du maillage de la canopée intègre les variations topographiques du sol. Le rapport entre la superficie de la canopée et la superficie au sol représente un indice qui évolue avec les ondulations. Plus la canopée est horizontale plus la superficie du maillage est proche de la superficie au sol et leur rapport proche de 1.

b) Comparaison de trois types forestiers.

Le tableau suivant (Tableau 3) indique les caractéristiques quantitatives de la canopée dans chaque parcelle étudiée.

**Tableau 3 : Description quantitative de la surface de la canopée**

	<b>5B-10B</b>	<b>Arbocel A (I et II)</b>		<b>Arbocel B (I et II)</b>	
	Primaire	Perturbée	Secondaire	Perturbée	Secondaire
Nombre de points	<b>2761</b>	<b>286</b>	<b>671</b>	<b>176</b>	<b>176</b>
Superficie sol (m <sup>2</sup> )	<b>10000</b>	<b>1000</b>	<b>2400</b>	<b>600</b>	<b>600</b>
Hauteur moyenne (m)	<b>30,27</b>	<b>24,37</b>	<b>18,03</b>	<b>23,48</b>	<b>16,49</b>
Hauteur minimale (m)	<b>0</b>	<b>14,76</b>	<b>8,35</b>	<b>14,24</b>	<b>9,51</b>
Hauteur maximale (m)	<b>53,27</b>	<b>40,96</b>	<b>23,7</b>	<b>33,2</b>	<b>22,4</b>
Ecart type (m)	<b>9,06</b>	<b>4,5</b>	<b>2,87</b>	<b>5,74</b>	<b>2,32</b>
Médiane (m)	<b>30,67</b>	<b>23,32</b>	<b>18,23</b>	<b>22,74</b>	<b>16,38</b>
Superficie maillage (m <sup>2</sup> )	<b>21042,98</b>	<b>1782,2</b>	<b>2924,47</b>	<b>986,4</b>	<b>696,9</b>
Rapport Superficie maillage/Sol	<b>2,1</b>	<b>1,7</b>	<b>1,2</b>	<b>1,6</b>	<b>1,16</b>

Les différences entre la forêt primaire et les parcelles perturbées d'Arbocel sont frappantes. Les valeurs brutes sont supérieures et les écarts plus importants. La hauteur maximale atteinte sur la parcelle 5B-10B (53,27 m) correspond à l'émergence d'un *Ruizterania albiflora* (DBH=111,5 cm) situé en périphérie de la parcelle. Cette hauteur se rapproche des records de la Guyane Française bien que nous ayons mesuré sur le site de la Piste de St. Elie, un *Tabebuia impetiginosa* atteignant 62,5 m pour un DBH de 180 cm et que certains arbres puissent dépasser fréquemment 60 m (de Granville, 1994) jusqu'à 65 m pour un *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum* (DBH = 130 cm), mesuré depuis les branches maîtresses d'un *Buchenavia grandis* de 45 m, à la station des Nouragues (Prévost et Sabatier, comm. pers.). Parmi les arbres enracinés sur la parcelle 5B-10B, un seul dépasse la hauteur de 50 m, il s'agit d'un "goupi", *Goupia glabra* (67 cm de DBH).

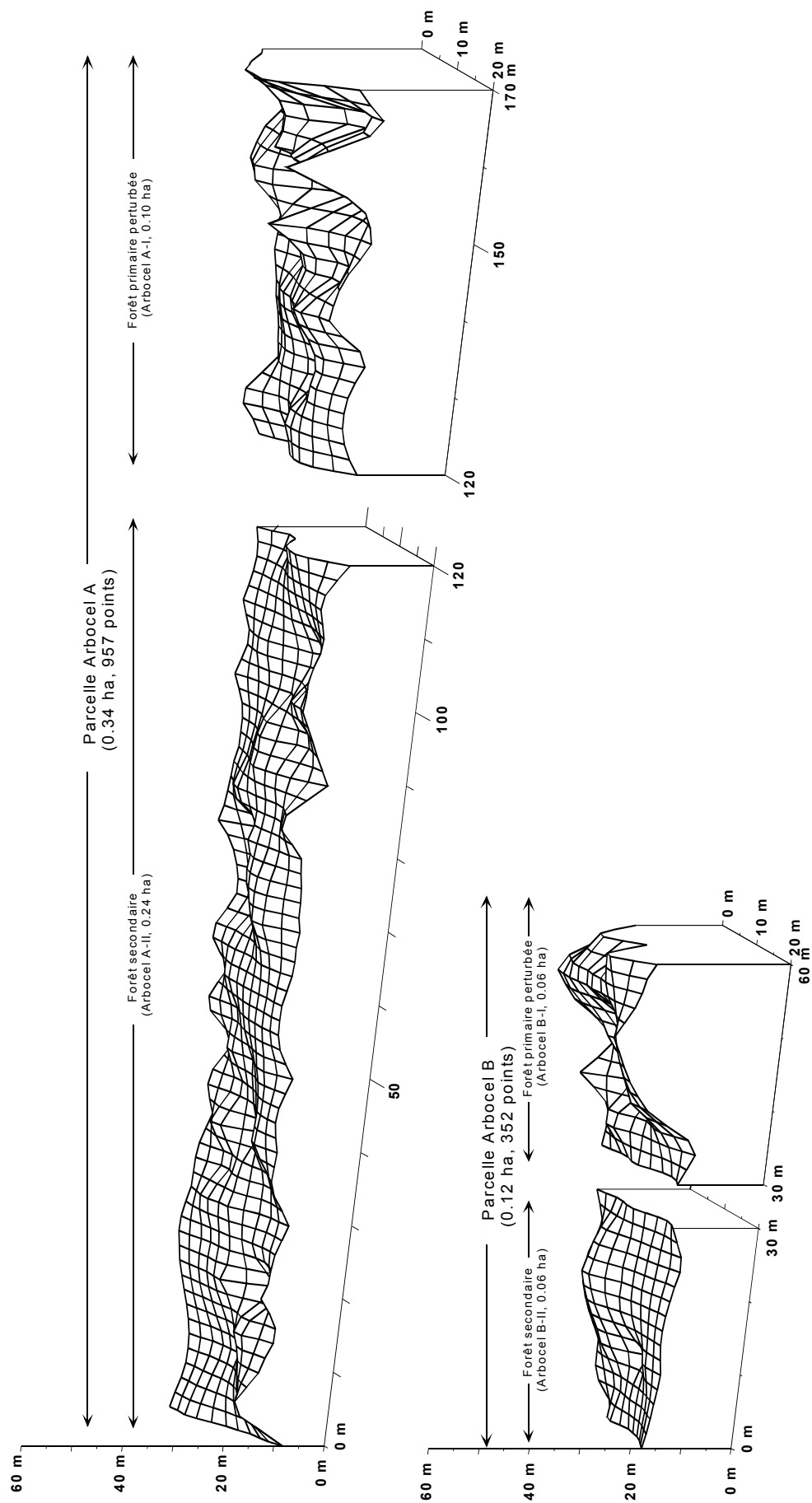
En forêt secondaire, les plus grands arbres ne dépassent pas 25 m. La canopée est constituée d'espèces de la forêt secondaire avec, par ordre de taille décroissant *Laetia procera*, *Xylopia nitida*, *Goupia glabra*, *Cecropia sciadophylla* (Toriola, comm. pers.).

- Les deux portions de forêt secondaire (Arbocel AII et BII) ont une hauteur de canopée moyenne inférieure à 20 m. Les écarts types représentent 14 à 16 % de la moyenne. Cela signifie que les points sont regroupés et centrés autour de la médiane, elle-même égale à la moyenne. La canopée de la forêt secondaire d'Arbocel est caractérisée par sa très forte homogénéité et le rapport entre la surface topographique et la superficie au sol, proche de 1, permet de conclure que la surface topographique de la canopée est proche du plan horizontal dont la hauteur est égale à la hauteur moyenne (Figure 18).
- La canopée de la forêt perturbée (Arbocel AI et BI) est marquée par des valeurs comprises entre celles de la forêt primaire et celles de la forêt secondaire. Les écarts-

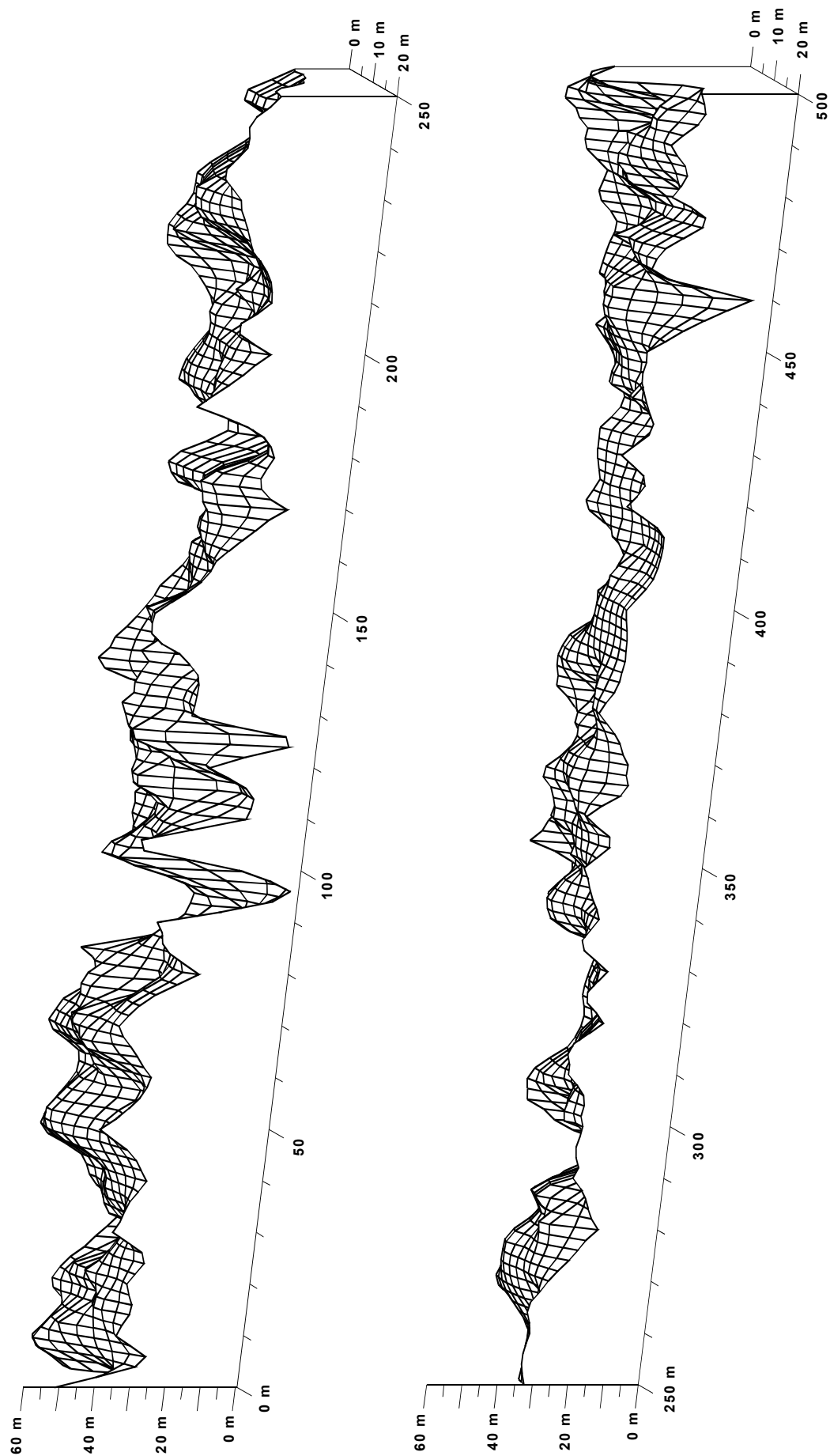
types représentent 18 à 24 % de la hauteur moyenne. La canopée de cette forêt se singularise par une hauteur minimale plus importante que dans les forêts primaire et secondaire. Cette forêt est un assemblage, d'origine artificielle, entre espèces de forêt primaire et de forêt secondaire et la canopée est distinctement divisible en 2 niveaux selon qu'elle est constituée d'espèces d'un type ou de l'autre. Chaque trouée dans la "canopée primaire" est comblée par un cortège d'espèces pionnières (*Cecropia sp. pl.*, *Goupia glabra*, *Laetia procera*...), provenant de la forêt secondaire à proximité, qui constitue une "canopée secondaire" à un niveau inférieur (12-15 m). La surface topographique de la canopée est alors continue en dépit de l'alternance entre une canopée primaire et une canopée secondaire. Les deux portions de forêt perturbée sont assez homologues, caractérisées par une canopée continue et un rapport entre la superficie topographique et la superficie au sol de 1,7 qui montre que cette surface topographique ondule de part et d'autre de la hauteur moyenne selon une même fréquence (Figure 18).

- La forêt primaire est nettement plus hétérogène et ondulante. Les hauteurs extrêmes, entre 0 m (chablis et trouées) et 53,27 m (émergents), autorisent un large spectre de variations altitudinales dans lequel toutes les hauteurs intermédiaires sont possibles. L'écart type représente 30 % de la hauteur moyenne. Cela signifie que, dans son ensemble, la hauteur de la canopée fluctue autour de 30 m plus ou moins 10 m. Face à cette amplitude verticale, la médiane est semblable à la moyenne et permet de conclure que la canopée de la forêt primaire ondule fortement (rapport de superficie = 2,1) autour de la hauteur moyenne selon une même fréquence (Figure 19).

Les différences de superficie entre les parcelles n'interviennent pas dans l'analyse de la surface topographique de la canopée. Les parcelles de forêt secondaires, qu'elles mesurent 600 ou 2400 m<sup>2</sup> révèlent les mêmes propriétés statistiques. La superficie de 600 m<sup>2</sup>, divisée selon un maillage de 2 m de côté, contient donc un nombre de points suffisant (176) pour caractériser le type forestier. Cette constatation est par ailleurs intuitive puisque les parcelles ont été choisies pour leurs différences structurales immédiatement perceptibles sur le terrain.

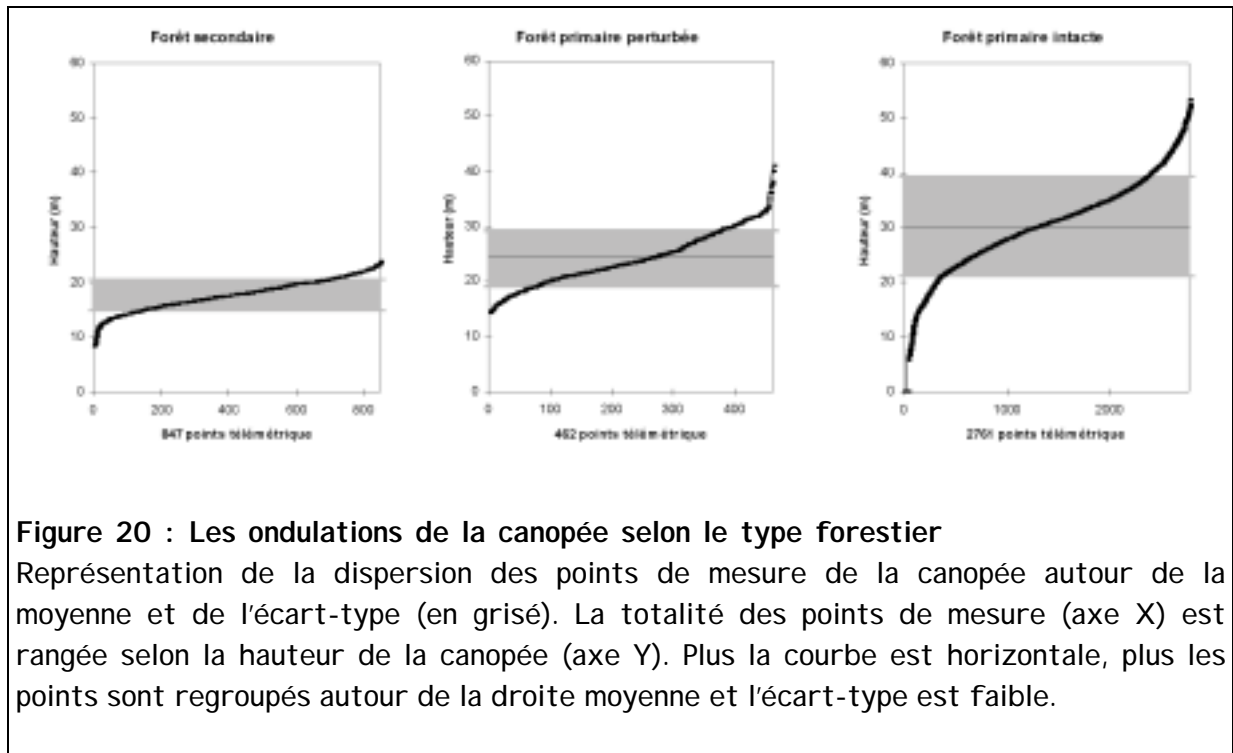


**Figure 18 : La surface de la canopée des forêts secondaire et primaire perturbée d'Arbocele**  
 Représentation en profil (AngleXY= 15 ° et InclinaisonXY= 35°) du maillage 3D des dernières mesures télémétriques (Zn2).



**Figure 19 : La surface de la canopée de la forêt primaire intacte (Parcelle 5B-10B, 1ha)**  
 Représentation en profil (AngleXY = 15° et InclinaisonXY = 35°) du maillage 3D des dernières mesures télémétriques (Zn2).

Les parcelles permettent d'établir une relation entre la structure topographique de la canopée et le type forestier. Le passage de la forêt secondaire à la forêt primaire se traduit pour la canopée par une augmentation de la hauteur moyenne et une dispersion des extrêmes de plus en plus grande. Cependant, la médiane est toujours égale à la moyenne et évolue avec elle de sorte qu'elles constituent la tendance horizontale autour de laquelle la canopée ondule avec une amplitude de plus en plus forte. Les mesures de la canopée sont triées dans un ordre croissant. Elles représentent les ondulations de la canopée dans chaque type forestier (Figure 20).

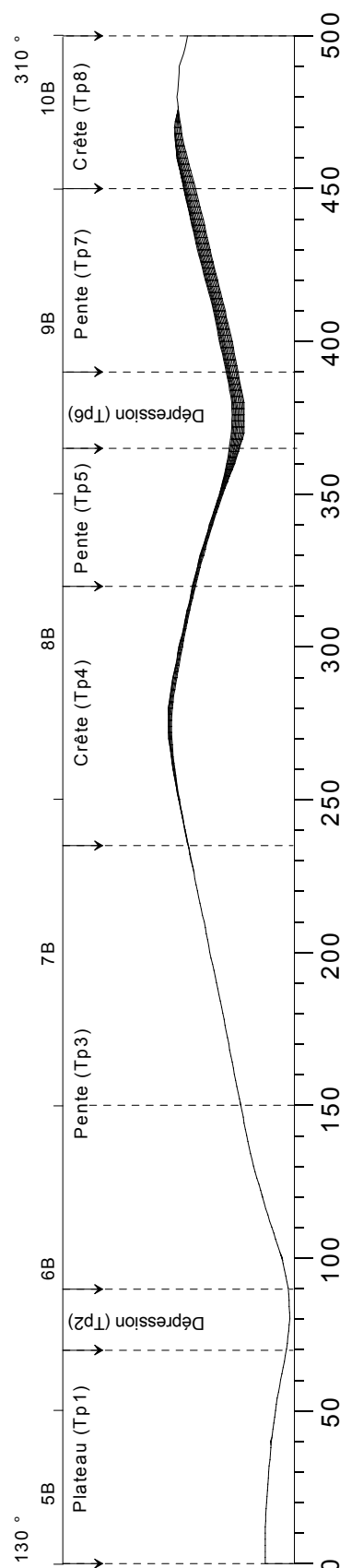
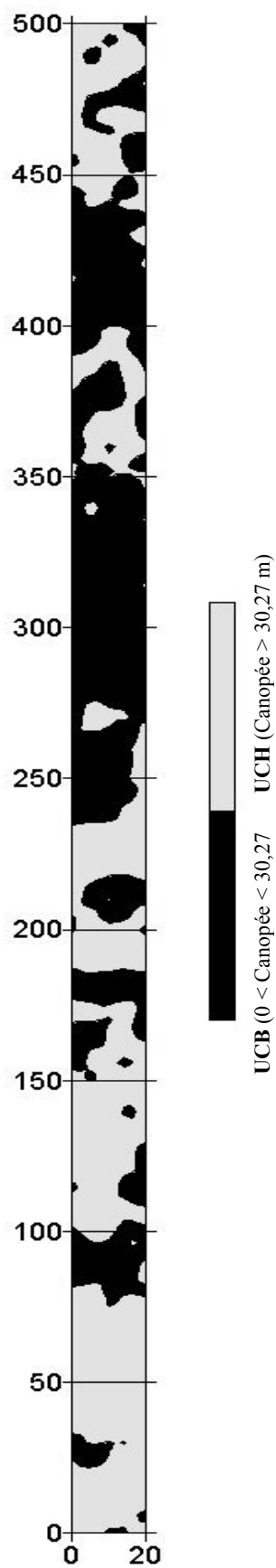


**Figure 20 : Les ondulations de la canopée selon le type forestier**

Représentation de la dispersion des points de mesure de la canopée autour de la moyenne et de l'écart-type (en grisé). La totalité des points de mesure (axe X) est rangée selon la hauteur de la canopée (axe Y). Plus la courbe est horizontale, plus les points sont regroupés autour de la droite moyenne et l'écart-type est faible.

### c) Description de la canopée de la forêt primaire

La surface de la canopée est une nappe ondulante. Si la médiane discrimine deux ensembles de points de même fréquence centrés autour de la moyenne, la cartographie de ces deux ensembles montre leur dispersion dans l'espace (Figure 21). Les unités d'un même ensemble ont des superficies difficiles à estimer puisque qu'elles débordent largement des limites en X de la parcelle. Il est bien entendu qu'à l'intérieur d'une unité, la hauteur fluctue entre des valeurs extrêmes mais elle se situe toujours au dessus ou en dessous du plan moyen horizontal. Pour la suite de cet exposé, les unités sont nommées Unité de Canopée Haute (U.C.H.) en référence aux unités dont la hauteur est supérieure à la hauteur moyenne et Unité de Canopée Basse (U.C.B.) en référence aux unités de hauteur plus basse que la hauteur moyenne.



**Figure 21 : Relations entre les Unités de Canopée et la topographie de la parcelle 5B-10B**

Les unités de canopée regroupent les points vis-à-vis de la hauteur moyenne (30,27 m). Ils forment les Unités de Canopée Basse (UCB) et les Unités de Canopée Haute (UCH). Les topotypes sont caractérisés par une unité de canopée dominante, inférieure ou supérieure à la moyenne.

La délimitation des unités est intimement liée aux distinctions topographiques. La canopée du plateau Tp1 appartient en majorité à l'unité de canopée haute. La canopée de la dépression du bas-fond Tp2 appartient à une unité de canopée basse bien qu'elle soit décalée du toptype. Ce décalage peut être expliqué par le débordement de la couronne des grands arbres qui appartiennent au toptype Tp1, situés à la limite avec le bas-fond et par le chablis récent à la limite entre Tp2 et Tp3. La pente Tp3 est constituée principalement d'une unité de canopée haute dans laquelle s'individualisent des petites unités de canopée basse ne dépassant pas 200 m<sup>2</sup> environ. La crête Tp4 coïncide avec un changement de hauteur de canopée, elle est caractérisée principalement par une unité de canopée basse dans laquelle on distingue une UCH de 100 m<sup>2</sup> environ. La pente Tp5 ne se dissocie pas de la crête Tp4 et la canopée appartient essentiellement à l'UCB et de petites UCH en limite de Tp6. La canopée de la dépression Tp6 est composée d'un mélange des deux ensembles au sein duquel l'UCH est prépondérant. La pente Tp7 est principalement constituée d'une canopée appartenant à l'UCB alors que la crête Tp8 est caractérisée par une canopée appartenant à l'UCH.

Les unités de canopée ne permettent pas de distinguer les unités topographiques ou toptypes de même nature (plateau, pente, crête et dépression). En revanche, chaque unité topographique est caractérisée par une unité de canopée dominante, supérieure ou inférieure à la hauteur moyenne.

## 2. La surface arborescente inférieure

La surface inférieure du volume arborescent est étudiée avec les mêmes paramètres quantitatifs que ceux définis précédemment pour la surface de la canopée (hauteur moyenne, minimale et maximale, écart type, médiane et rapport entre superficie du maillage et superficie au sol). Le tableau suivant (Tableau 4) donne l'évolution de cette surface en forêt primaire intacte et perturbée, et en forêt secondaire.

**Tableau 4 : Description quantitative de la surface arborescente inférieure**

	5B-10B	Arbocel A (I et II)		Arbocel B (I et II)	
	Primaire	Perturbée	Secondaire	Perturbée	Secondaire
Nombre de points	2761	286	671	176	176
Superficie sol (m <sup>2</sup> )	10000	1000	2400	600	600
Hauteur moyenne (m)	11,41	11,26	10,84	8,10	8,30
Hauteur minimale (m)	0,00	6,01	5,93	5,59	5,57
Hauteur maximale (m)	34,28	19,12	19,71	13,33	13,15
Ecart type (m)	4,84	2,47	2,56	1,69	1,26
Médiane (m)	10,61	11,14	10,42	7,77	8,21
Superficie maillage (m <sup>2</sup> )	17707,4	1359,27	3118,95	713,24	675,54
Rapport Superficie maillage/Sol	1,77	1,36	1,3	1,19	1,26



Les variables quantitatives ne suivent pas une évolution caractéristique du type forestier, elles sont plutôt représentatives de la parcelle étudiée. Ainsi, Arbocel A se dissocie d'Arbocel B par la hauteur moyenne nettement plus importante, comparable à celle de la forêt primaire. Cependant, la forêt primaire se dissocie d'Arbocel par sa hauteur maximale et par son rapport de surface qui exprime les ondulations de cette couche inférieure. En forêt secondaire, l'ondulation de la surface inférieure est du même ordre que celle de la canopée. Le volume étudié apparaît comme un bloc délimité par deux couches horizontales. Point par point le coefficient de détermination ( $R^2 = 0,25$ ) entre la hauteur de la canopée et la hauteur du premier feuillage ne permet pas de conclure que les deux couches sont strictement dépendantes. En forêt primaire perturbée, le volume arborescent est délimité par une surface inférieure à tendance horizontale et une surface supérieure ondulante, et la corrélation entre les hauteurs est nulle ( $R^2 = 0,005$ ). En forêt primaire, le volume est ondulant de part et d'autre sans qu'il existe une corrélation linéaire significative ( $R^2 = 0,15$ ).

Le type forestier est reconnaissable dans les ondulations de la surface topographique de la canopée, alors que le modelé de la surface topographique du premier feuillage permet de distinguer les différentes parcelles étudiées. Ainsi, la surface de la canopée des parcelles de forêt primaire perturbée est proche de celle d'une canopée de forêt primaire alors que par ses ondulations, la surface arborescente inférieure rappelle la forêt secondaire. Dans le premier cas, c'est l'héritage structural de la forêt primaire qui est mis en évidence, alors que dans l'autre c'est l'apport d'espèces de forêt secondaire, qui transforme le sous-bois.

Par ailleurs, en forêt primaire, les surfaces inférieure et supérieure sont ondulantes alors qu'elles sont toutes les deux horizontales en forêt secondaire. Il y a donc une concordance, ou une transmission de cette structure entre le sous-bois et la canopée. Le rapport de superficie mesuré entre la surface arborescente inférieure et le sol ou entre la canopée et le sol est un indice qui dissocie nettement la forêt secondaire de la forêt primaire. Il pourrait devenir un indicateur du type forestier et permettrait l'établissement d'une échelle graduée dans le continuum qui lie ces deux forêts. Parker et *al.* (1992) obtiennent un rapport de superficie de 2,5, à partir d'une grue placée au dessus d'une forêt primaire du Panama, pour une superficie au sol de 5000 m<sup>2</sup> et de 672 points de mesures. Le doublement de la surface pourrait devenir une propriété de la canopée des forêts primaires de plaine. Cette hypothèse devra être testée dans le plus grand nombre possible de types forestiers, en tenant compte des gradients altitudinaux et biogéographiques, avant de définir un spectre structural des types forestiers.

## **B. Le volume arborescent**

Chaque colonne du tableau 3D, correspondant à un point de mesure, montre une alternance de strates occupées et de strates inoccupées. Cette superposition verticale des couronnes en chaque point de mesure sera appelée stratification ponctuelle. L'objectif de cette partie est de décrire cette stratification ponctuelle selon les types forestiers. Le nombre moyen de strates, leur hauteur et la proportion de l'espace qu'elles occupent seront étudiés en forêt primaire, intacte ou perturbée, et en forêt secondaire. Les strates ponctuelles sont-elles regroupées autour de hauteurs de référence ou dispersées sans organisation du sol à la canopée ? Peut-on percevoir une organisation verticale de l'occupation spatiale dans la stratification ponctuelle et sous quelles conditions ? Cette organisation est-elle intrinsèque au type forestier ou évolue-t-elle avec la hauteur de la canopée ?

### **1. La stratification ponctuelle**

A l'échelle de la parcelle, l'analyse du tableau 3D permet d'extraire les caractéristiques générales de la stratification selon le type forestier. Les paramètres quantitatifs sont obtenus par le regroupement des cellules du tableau en lignes ou en colonnes sur chaque parcelle. L'analyse est faite sur le tableau entier. Les résultats obtenus renseignent sur la structure moyenne et le partage de l'espace selon le type forestier.

- Le pourcentage d'espace occupé est calculé pour chaque point, par le rapport de la hauteur totale occupée sur la hauteur pourvue d'une information télémétrique (canopée-5,56 m). Plus ce rapport est proche de 1 plus l'espace compris entre la limite inférieure du télémètre et la canopée est occupé par les couronnes des arbres. Ce paramètre ne tient pas compte du nombre de strates ni de leur organisation.
- Le nombre moyen de strates ponctuelles définit les tendances du partage de l'espace. Sur les parcelles, ce paramètre est obtenu par le rapport entre le nombre total de strates occupées sur le nombre de points de mesures. Plus ce rapport est élevé plus l'espace occupé est divisé en strates.
- L'épaisseur moyenne des strates complète l'information précédente en indiquant la taille moyenne des strates dans chaque parcelle. L'épaisseur moyenne des strates est calculée comme la somme des strates occupées divisée par le nombre total de strates occupées. Plus ce rapport augmente plus les strates occupées sont épaisses.
- L'histogramme de l'occupation de l'espace représente, pour chaque classe de hauteur, le pourcentage d'espace occupé. Il donne une estimation de la probabilité d'y rencontrer une couronne, et définit l'organisation "moyenne" de chaque parcelle.

## 2. La stratification ponctuelle selon le type forestier

Le tableau suivant indique (Tableau 5), dans chaque type forestier, le % d'occupation, le nombre moyen de strates et l'épaisseur moyenne de chaque strate. Ces chiffres représentent la tendance de l'organisation des couronnes d'arbres au-dessus de la limite du télémètre (5,56 m) sur chaque parcelle.

**Tableau 5 : Caractéristiques statistiques de la stratification ponctuelle**

	% d'occupation par hauteur d'information *	Nb moyen de strates occupées	Epaisseur moyenne d'une strate occupée
<b>Forêt secondaire</b> (3000 m <sup>2</sup> , 160 pts)	<b>0,42</b>	<b>1,56</b>	<b>3,24</b>
<b>Forêt primaire perturbée</b> (1600 m <sup>2</sup> , 80 pts)	<b>0,44</b>	<b>1,96</b>	<b>4,32</b>
<b>Forêt primaire intacte</b> (10000m <sup>2</sup> , 505 pts)	<b>0,41</b>	<b>1,95</b>	<b>5,19</b>

\* L'occupation verticale est fonction de la hauteur de la zone contenant de l'information, c'est-à-dire de la différence entre la hauteur de la canopée et la limite inférieure du télémètre (5,56 m), cf. méthode pour plus de détails.

Pour les trois types forestiers, le taux d'occupation de l'espace est le même, situé aux alentours de 40-45 %. Ce facteur est donc indépendant des différences structurales ou biologiques qui dissocient les parcelles, il caractérise la forêt de la Piste de St. Elie dans son ensemble. Est-il lié à une propriété physique (lumière, humidité..) ou aux ressources disponibles ? Est-il intrinsèque au statut forestier ? La forêt de plaine serait alors caractérisée par un volume arborescent occupé en moyenne à 40 %. Il est impossible de répondre à ces questions sans connaître ce taux d'occupation dans des forêts situées en dehors du site de St Elie.

Le nombre moyen de strates ponctuelles distingue la forêt secondaire de la forêt primaire (intacte ou perturbée). Ce paramètre évolue indépendamment de la structure, de l'intégrité forestière ou de la hauteur de la canopée. Avec la même prudence qu'au paragraphe précédent, ce facteur pourrait être indicateur du type forestier, la forêt primaire de la Piste de St. Elie serait alors caractérisée par un nombre de strates moyen proche de 2 alors que sa forêt secondaire par une stratification moyenne de 1,5. Le nombre de strates pourrait être relié à la composition floristique.

Enfin, l'épaisseur moyenne de chaque strate évolue progressivement selon un continuum forêt secondaire - forêt primaire. Ce paramètre traduit une évolution structurale, indépendante du type forestier, mais représentative du partage de l'espace. Cependant, puisque la proportion occupée de l'espace reste constante, l'augmentation progressive de l'épaisseur des strates occupées s'accompagne d'une augmentation proportionnelle de l'épaisseur des strates inoccupées.

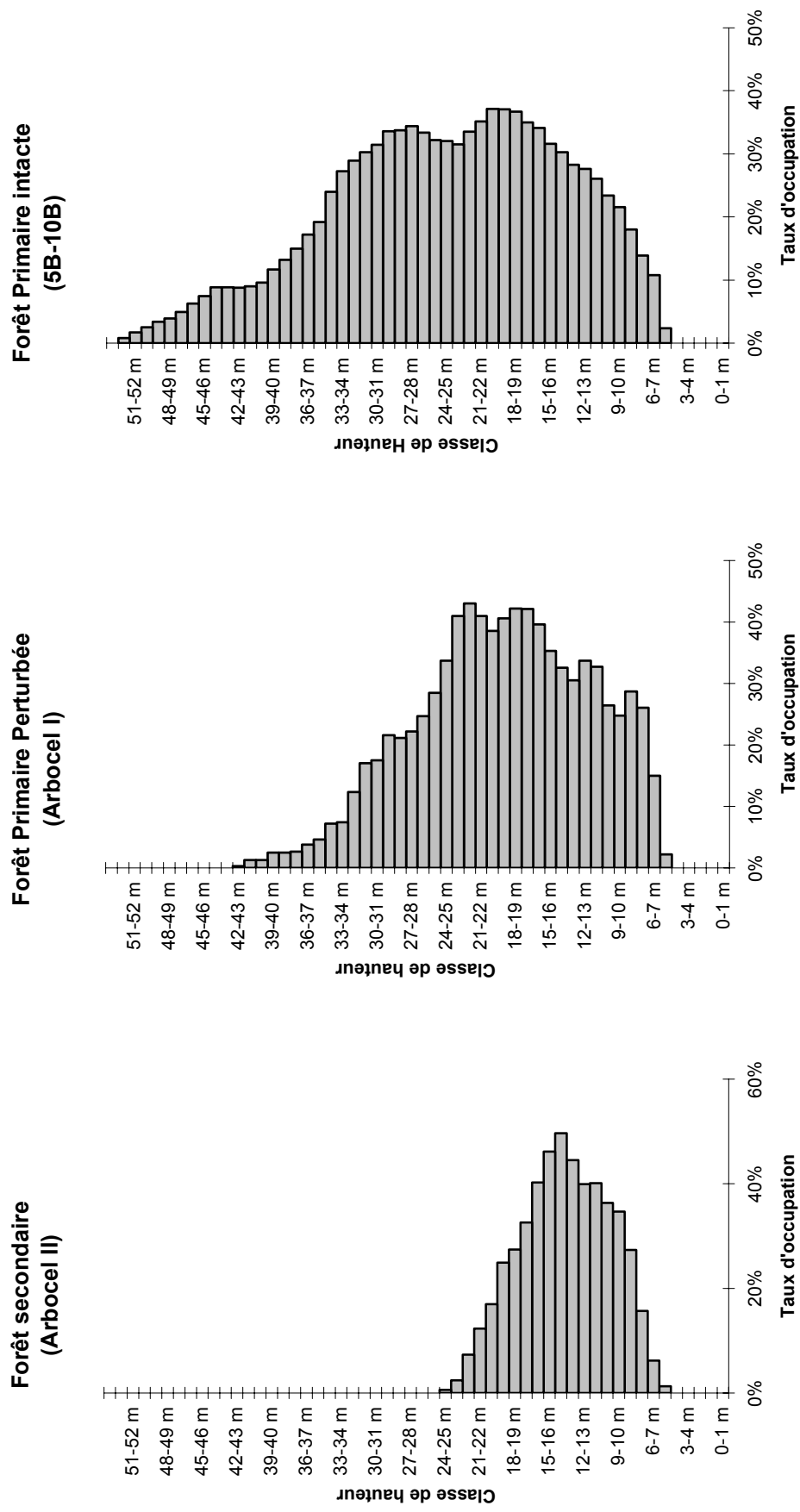
### **3. L'organisation des strates ponctuelles en ensembles arborescents**

Chaque strate ponctuelle occupe un espace du volume arborescent. Les strates occupées et inoccupées sont-elles situées à des hauteurs privilégiées ? Dans chaque classe de hauteur du Tableau 3D, la moyenne par ligne est calculée. Cette occupation moyenne peut être considérée comme une estimation de la probabilité de rencontrer une couronne dans chaque classe de hauteur. L'organisation verticale de l'espace, à l'échelle de la parcelle, est interprétée grâce à cette valeur. Les parcelles sont donc considérées comme des parallélépipèdes et le taux d'occupation est calculé pour les 49 tranches horizontales de 1 m d'épaisseur comprises entre 5 et 54 m. La Figure 22 montre les résultats obtenus pour les trois types forestiers.

La distribution des taux d'occupation en forêt secondaire suit significativement une loi Normale (Test Kolmogorov-Smirnov,  $P=0,64$ ) centrée autour de la classe 14-15 m. La strate est donc unique, et caractérisée par une hauteur de référence qui marque la hauteur de plus fort taux d'occupation.

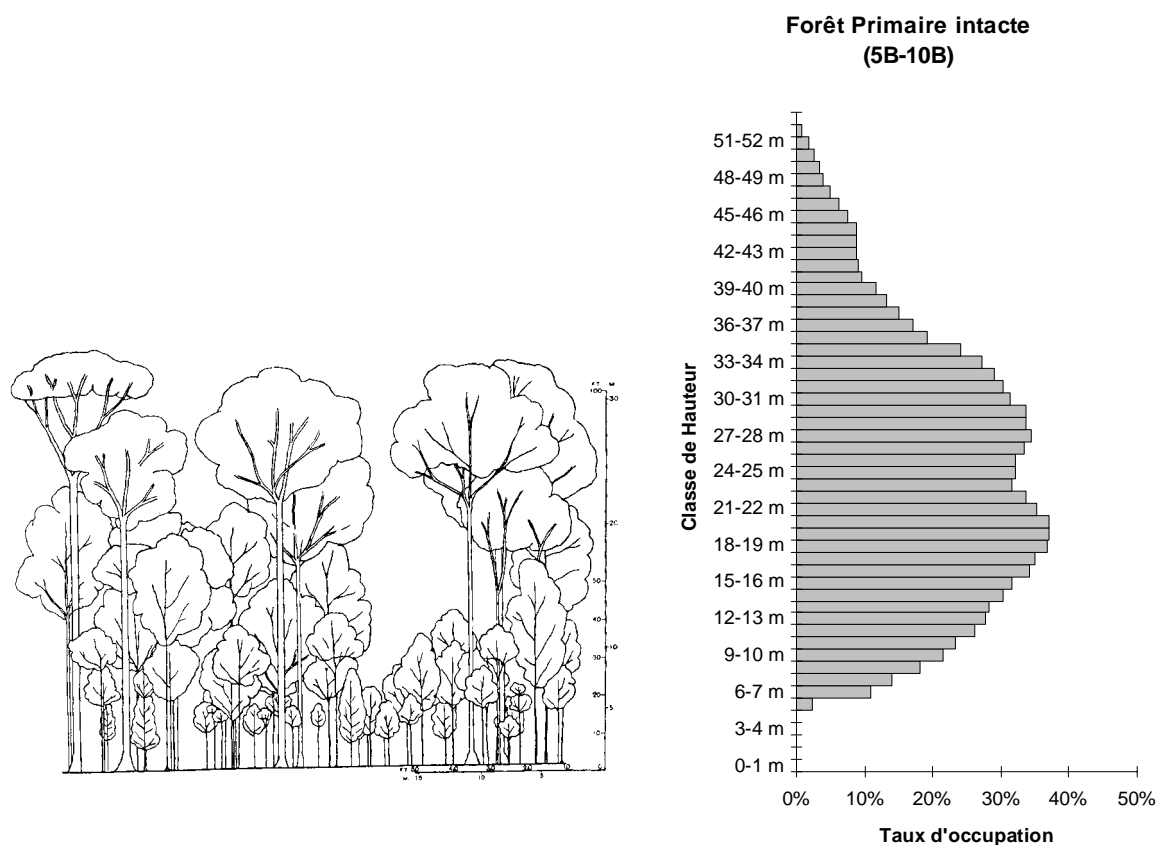
En forêt primaire, la distinction entre plusieurs strates occupées est marquée. L'ensemble des émergents est particulièrement net au dessus de 40 m. La fréquence de ces grands arbres est faible mais leurs couronnes sont de grande taille, de sorte qu'ils participent à plusieurs points de mesure. Sous cet ensemble, l'histogramme est symétrique, montrant deux maximums (27-28 m et 20-21 m) centrés autour d'une couche de moindre occupation à 23-24 m. Ce niveau délimite un ensemble arborescent supérieur et un ensemble arborescent inférieur. Sans distinction entre les arbres de l'avenir et ceux du présent, la parcelle 5B-10B de forêt primaire est donc stratifiée selon trois ensembles, l'ensemble arborescent émergent, l'ensemble arborescent supérieur et l'ensemble arborescent inférieur.

L'histogramme de la forêt secondarisée montre une structure intermédiaire entre ceux obtenus en forêt primaire et en forêt secondaire. L'ensemble des émergents est discernable au dessus de 35 m alors qu'en dessous, l'espace densément occupé ne se dissocie pas en ensembles arborescents distincts. Cette portion de l'histogramme représente le cumul des couronnes des arbres de la forêt primaire initiale et des espèces provenant de la forêt secondaire voisine. Ces dernières, insérées dans la structure primaire, augmentent la probabilité de rencontrer une couronne dans la partie inférieure tandis que le taux d'occupation de la partie supérieure reste caractéristique de la forêt primaire. Cette interprétation est en accord avec la description des surfaces topographiques, qui montre que la partie supérieure du volume arborescent est représentative de la forêt primaire initiale tandis que la partie inférieure est structurée de la même manière que la forêt secondaire avoisinante.



**Figure 22 : La stratification des ensembles arborescents selon le type forestier**  
 Le taux d'occupation donne une estimation de la probabilité de rencontrer une couronne d'arbre dans chaque classe de hauteur.

Les ensembles arborescents expriment le regroupement des couronnes autour d'une hauteur moyenne. Cette stratification est l'équivalent de celle énoncée par Richards (Cf. § Introduction) : en forêt primaire, les ensembles arborescents émergents, supérieurs et inférieurs correspondent à ses strates A, B et C et les hauteurs de référence aux hauteurs moyennes. Elle représente la composition structurale du type forestier mais n'exprime pas nécessairement une superposition des couronnes d'arbres. En effet dans cette stratification, un arbre participant à la classe de hauteur de 20 m peut former la canopée ou être indifféremment situé à l'intérieur du volume arborescent. La comparaison des ensembles arborescents et des strates de la forêt de "Moraballi creek" au Guyana (Richards, 1952 et Figure 23) montre, malgré l'absence de l'ensemble des émergents, la superposition des hauteurs de références et des hauteurs moyennes. Les ensembles arborescents expriment donc les secteurs de plus forte occupation dans la dimension horizontale sans relation dans le plan vertical.



**Figure 23 : Les ensembles arborescents ou la stratification selon Richards (1952)**

Comparaison de la forêt de Moraballi creek (British Guiana, Fig. 4, Richards, 1952) et des ensembles arborescents de la parcelle 5B-10B. La forêt représentée par Richards est particulièrement basse, sans émergents : « *The average height of the trees in A on the diagram is about 35 m but elsewhere usually higher than this (to about 42 m), that of B about 20 m, while stratum C includes trees between 20 m and the arbitrary lower limit of 4.6 m (15 ft.) average height about 14 m* ».

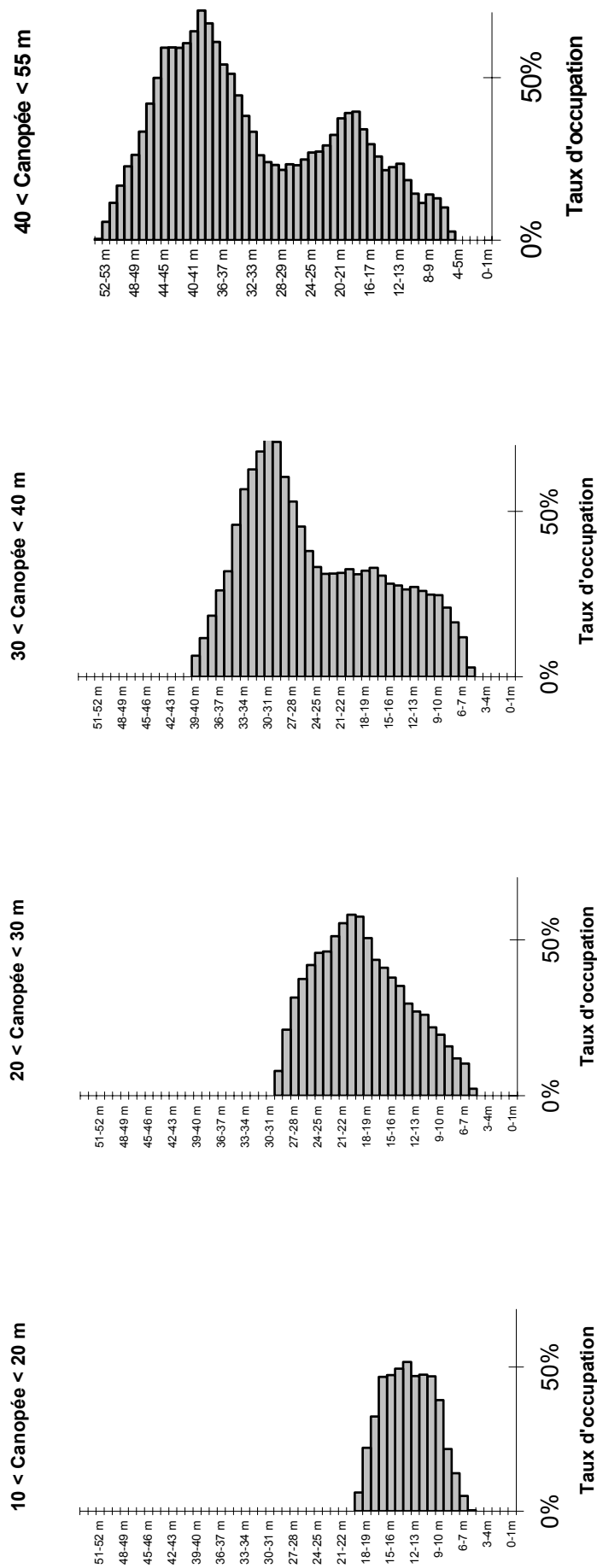
#### **4. La superposition des ensembles arborescents en forêt primaire**

##### **a) Caractérisation**

Les résultats précédents mettent en évidence une stratification de la forêt primaire, à partir de proportions globales entre le plein et le vide. L'organisation en ensembles arborescents exprime-t-elle une superposition des couronnes ou simplement des hauteurs de regroupement ? Intervient-elle quelle que soit la hauteur de la canopée ? L'organisation de l'espace est-elle indépendante de la hauteur du volume arborescent ?

Les points du Tableau 3D sont regroupés en classes de même hauteur de canopée. Pour chaque classe, l'histogramme vertical montre les taux d'occupation de l'espace compris entre 5 et 54 m. Les histogrammes sont donnés à la Figure 24 selon un découpage de la hauteur de canopée en classes équivalentes de 10 m.

La stratification en ensembles superposés apparaît progressivement. Entre 10 et 20 m, l'histogramme est centré autour de la hauteur de référence (13-14 m). Sa distribution rappelle celle de la forêt secondaire d'Arbocel (Cf. § précédent) selon une loi de probabilité normale. A mesure que la hauteur de la canopée augmente, la hauteur de référence s'élève et les taux d'occupation augmentent. La stratification horizontale apparaît nettement dès que la canopée est supérieure à 30 m. Elle représente une division de l'espace en deux ensembles, dont le premier, peu occupé, s'étage entre 5 et 25 m, et le second est marqué par un maximum d'occupation à 30-31 m. Dans la classe de hauteur de canopée supérieure à 40 m, la stratification apparaît sous la forme de deux ensembles centrés autour de 38-40m et de 18-20 m séparés par 2 ensembles moins occupés autour de 26-29 m et de 9-11 m. L'ensemble arborescent des émergents ne peut pas être discernable dans la stratification selon la hauteur de canopée. Cependant, le dernier histogramme réunit tous les points de mesure dont la canopée est supérieure à 40 m de sorte qu'il représente la totalité des points ayant un ensemble arborescent émergent. Il existe donc une relation entre la présence de l'ensemble des émergents et la stratification des ensembles arborescents. Dans ce cas, la forêt s'organise en ensembles arborescents inférieur et supérieur. La dilatation verticale de l'espace occupé induit une migration des strates vers les hauteurs de référence des ensembles arborescents. La stratification en ensembles superposés doit donc être considérée comme un état particulier de la forêt dans le continuum qui lie l'état non stratifié à l'état stratifié et qui suit la hauteur de la canopée. En fonction des fluctuations de la canopée, la stratification est ondulante sur la parcelle 5B-10B et apparaît en strates superposées lorsque la canopée est supérieure à 30 m, c'est-à-dire dans les unités de canopée haute (UCH). La superposition des ensembles arborescents exprime l'alternance dans le plan vertical, entre les strates occupées et les strates moins occupées.



**Figure 24 : La superposition des ensembles arborescents selon la hauteur de la canopée en forêt primaire (parcelle 5B-10B)**  
 Le taux d'occupation donne une estimation de la probabilité de rencontrer une couronne d'arbre. Plus la canopée est haute, plus les couronnes sont situées à des hauteurs de référence de forte occupation, espacées par un espace de faible occupation. La superposition des trois ensembles arborescents est réalisée lorsque la canopée est supérieure à 40 m.



Cette stratification est fidèle au schéma d'une forêt stratifiée proposé par Oldeman (1974a). La comparaison de cet histogramme avec les ensembles structuraux (Figure 25) donne une signification architecturale aux ensembles arborescents. L'ensemble émergent représente l'ensemble structural III. L'ensemble arborescent supérieur inclut les arbres du présent de l'ensemble structural II et les arbres de l'avenir de l'ensemble structural III. L'ensemble arborescent inférieur regroupe les arbres du présent de l'ensemble structural I et les arbres de l'avenir des ensembles structuraux II et III. La couche de moindre occupation, ou "zone claire" forme la surface d'inversion écologique et morphologique de l'ensemble structural II. Elle serait essentiellement occupée par des arbres d'avenir de l'ensemble structural II et III. La disposition des trois ensembles arborescents et leurs hauteurs de référence laissent penser que les couronnes des arbres, lorsque la canopée est haute, tendent à se regrouper au niveau de la hauteur des arbres du présent. Sans une description architecturale de chaque arbre qui participe à l'organisation superposée, cette comparaison provenant de deux méthodes différentes reste une hypothèse.

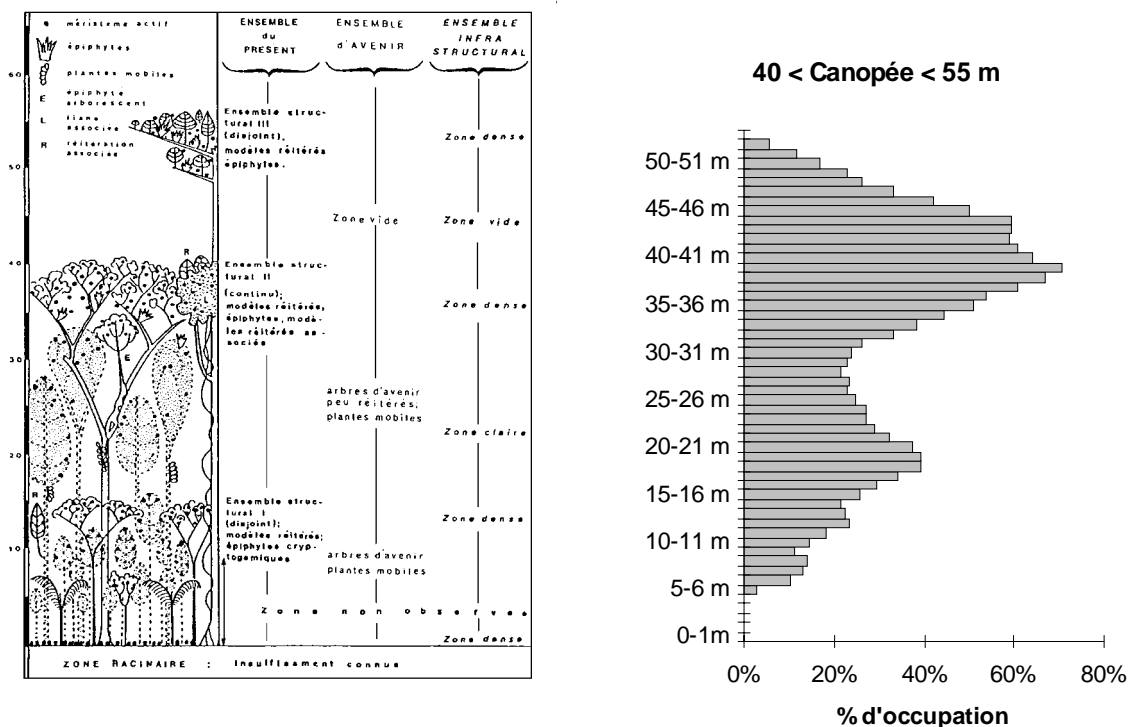


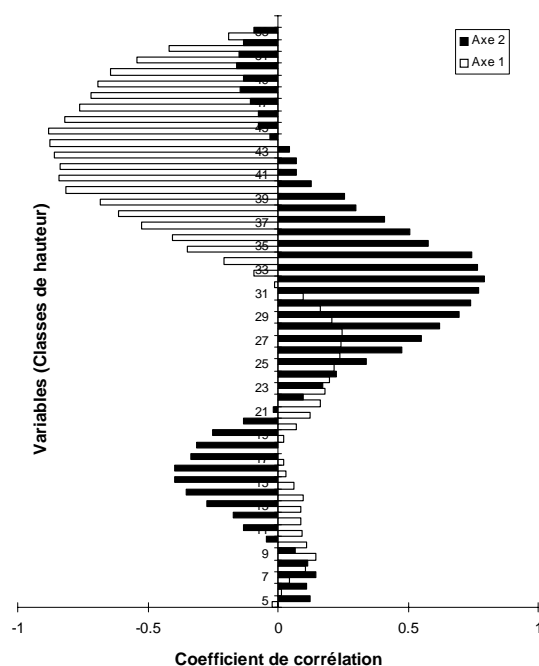
Figure 25 : La superposition des ensembles arborescents et la stratification selon Oldeman (1974a).

Comparaison d'une forêt guyanaise stratifiée (fig. 63, Oldeman, 1974a) et de la superposition des ensembles arborescents pour l'ensemble des points télémétriques émergents. Lorsque l'ensemble des émergents est présent, les couronnes se regroupent à la hauteur des arbres du présent et alternent avec des "zones claires" composée essentiellement d'arbres de l'avenir.

*b) Lien avec les strates ponctuelles*

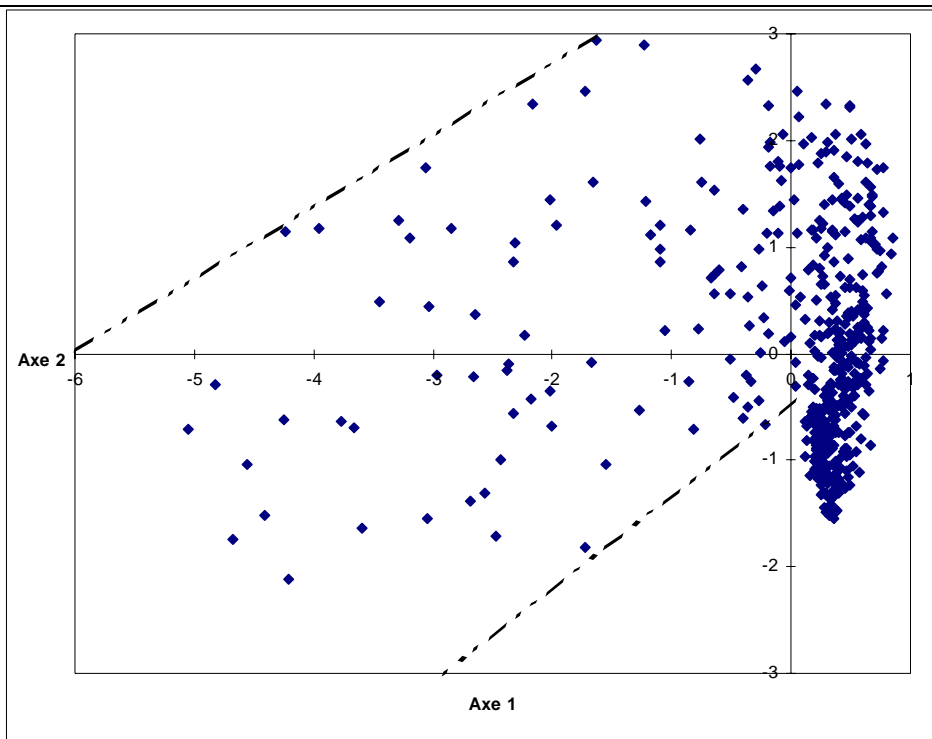
Dans sa composante verticale, la forêt primaire s'organise progressivement selon deux niveaux liés à la hauteur de la canopée. Plus la canopée est haute, plus les strates ponctuelles sont grandes et plus elles se regroupent autour des hauteurs de références pour former les ensembles arborescents superposés. Cette superposition masque le comportement ponctuel dans chaque strate. En effet, il convient de dissocier la stratification ponctuelle ou l'alternance verticale entre les hauteurs occupées et inoccupées, de la superposition des ensembles arborescents ou le regroupement des strates ponctuelles aux hauteurs de référence. Deux strates ponctuelles peuvent appartenir à un même ensemble arborescent. Comment se comportent elles dans la stratification horizontale ? Point par point, l'espace est-il occupé de part et d'autre d'une hauteur de référence avec la même intensité ? En d'autres termes, peut-on percevoir une stratification supplémentaire et les processus de sa mise en place dans chacune des strates ?

Une analyse en composantes principales, appliquée au Tableau 3D, permet de définir la stratification ponctuelle dans le cadre des hauteurs de références en regroupant les individus selon l'homologie des variables. Ainsi, les points pour lesquels la répartition des strates occupées est identique se regroupent et correspondent à une étape dans la réalisation de la stratification. La succession des étapes permet alors d'entrevoir l'ensemble des processus qui conduisent à la superposition des ensembles arborescents. La matrice de l'analyse est constituée par le Tableau 3D dans lequel la participation à chaque classe de hauteurs (49 variables de l'analyse) est analysée pour chaque point de mesure (individu de l'analyse). L'histogramme des valeurs propres indique que plus de 50 % du poids de l'analyse est absorbé par les 4 premiers axes (cf. Annexe 2, Analyse en composantes principales du Tableau 3D). La Figure 26 représente les corrélations de chaque variable avec les deux premiers axes de l'analyse. La corrélation à l'axe 1 est maximale pour les classes les plus hautes (36-52 m) tandis qu'elle est maximale pour les classes situées immédiatement en dessous (26-37 m) sur l'axe 2.



**Figure 26 : Corrélation des variables de l'analyse factorielle (classe de hauteurs) sur les axes 1 et 2 du plan factoriel**

Le plan factoriel (Figure 27), constitué par les axes 1 et 2, montre la relation point par point entre l'occupation dans la région 1 (36-52 m) et celle dans la région 2 (26-37 m). Plus un point a une coordonnée importante sur l'un de ces axes plus il occupe pleinement la région. Le nuage de points est continu, cependant il est possible de dissocier les points regroupés autour du centre de gravité et ceux qui sont dilatés sur les deux axes. Les premiers sont caractérisés par une canopée inférieure à 36 m et ne peuvent donc pas contribuer à la classe 36-52 m. Les seconds dont la canopée est supérieure à 36 m s'étalent symétriquement autour de la partie négative de l'axe 1. Le nuage est délimité par deux asymptotes en dehors desquelles aucune mesure n'est enregistrée. Ces limites indiquent qu'il existe un rapport de dépendance entre les deux axes de l'ACP. Plus la région 1 est occupée moins la région 2 le sera, en d'autres termes la présence d'un ensemble assimilateur dans la strate 36-52 m (ensemble des émergents) se fait aux dépens de l'occupation de l'espace dans la strate inférieure (ensemble supérieur à 26-37 m) et plus sa couronne sera haute (forte contribution sur l'axe) plus la strate sous-jacente sera vide. Cette relation n'est valide que pour les points du tableau 3D ayant une canopée supérieure à 36 m. Dans cette catégorie, la relation entre les deux régions exprime une alternance entre deux états (occupé et inoccupé) autour de la hauteur charnière de 36 m. Par ailleurs, cette hauteur représente la hauteur de référence de la strate supérieure et marque le maximum d'occupation.



**Figure 27 : Ordination des points de mesure sur le plan factoriel formé par les axes 1 et 2**

L'axe 1 représente la participation des couronnes dans la classe 36-52 m, l'axe 2 dans la classe 26-37 m. Une forte occupation dans la classe des émergents se traduit par une moindre occupation, dans la classe sous-jacente. Cette exclusion s'inscrit entre deux "asymptotes" qui délimitent une relation de dépendance entre les deux sous-unités de l'ensemble arborescent supérieur.

La contribution à l'axe 3 par les classes 19-27 m et celle à l'axe 4 par les classes 14-21 m. Les plans factoriels réalisés avec les axes 2 et 3 et les axes 3 et 4 n'expriment pas une telle exclusion (cf. Annexe 2, Analyse en composantes principales du Tableau 3D). Le nuage de points est circulaire, sans asymptote, si bien que l'alternance entre les états occupés et inoccupés des strates inférieures ne peut pas être mise en évidence.

Ces résultats affinent l'interprétation de la stratification de la forêt en intégrant un niveau supplémentaire à l'organisation de l'espace toujours lié cependant, à la hauteur de la canopée. Plus la canopée est haute, plus les strates ponctuelles sont grandes et plus elles s'organisent autour de hauteurs moyennes superposées. Pour les valeurs maximales de la canopée, ces hauteurs de référence deviennent le centre d'une nouvelle stratification qui intègrent les régions 1 et 2. Ces régions peuvent alors être considérées comme des sous-strates de la strate supérieure. Elles fonctionnent de la même façon, c'est-à-dire selon un rapport proportionnel entre l'état occupé et l'état inoccupé. Le déséquilibre de ce rapport,

autour de la hauteur de référence, s'exprime avec la hauteur croissante de la canopée ; il montre l'aspect dynamique de la stratification et la progression de sa construction.

En résumé, la superposition des ensembles arborescents est l'aboutissement d'une série continue de transformations qui sont alternativement la migration des strates ponctuelles vers les hauteurs de référence puis leur séparation en deux ensembles distincts. La réalisation de la stratification et la succession des transformations sont schématisées sur la Figure 28. Lorsque la canopée est basse, les strates se regroupent vers la hauteur de référence unique (migration) et occupent l'espace de part et d'autre avec la même fréquence. Plus la canopée s'élève plus les strates se dissocient en deux ensembles (séparation), un ensemble fortement occupé et un ensemble moins dense. Lorsque la canopée est plus haute, les ensembles se regroupent aux hauteurs de références (migration), et en phase ultime, une nouvelle stratification en deux régions apparaît dans l'ensemble supérieur (séparation des régions).

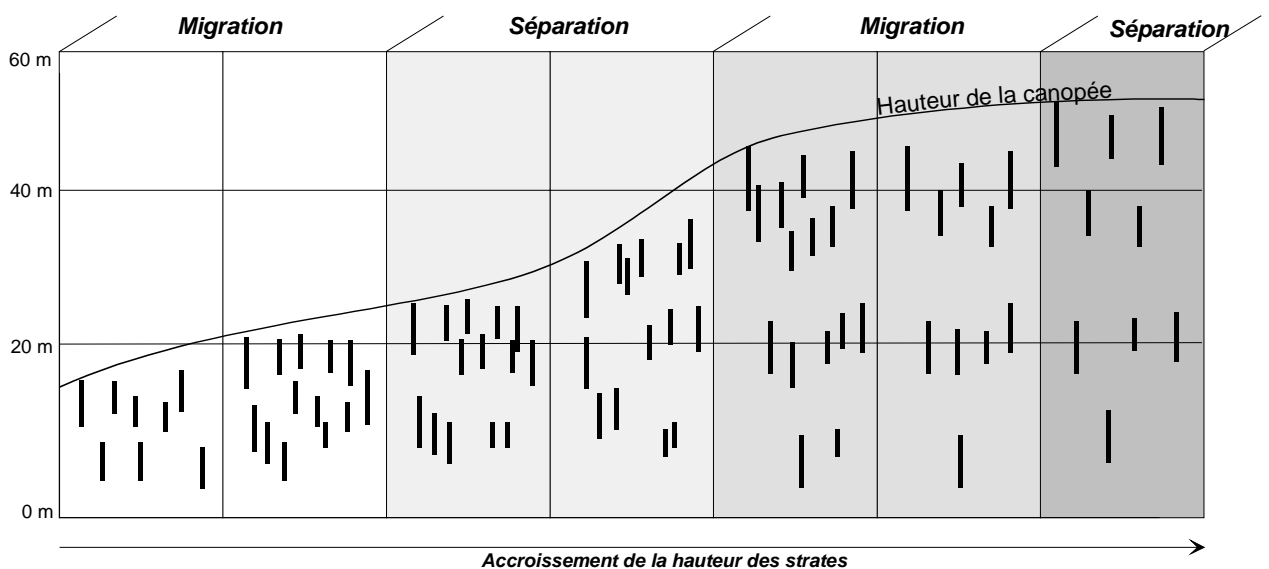


Figure 28 : Représentation schématique des phases de migration vers les hauteurs de référence et de séparation en ensembles arborescents distincts pour une série de strates ponctuelles selon la hauteur de la canopée

## **5. Synthèse sur la stratification en forêt guyanaise**

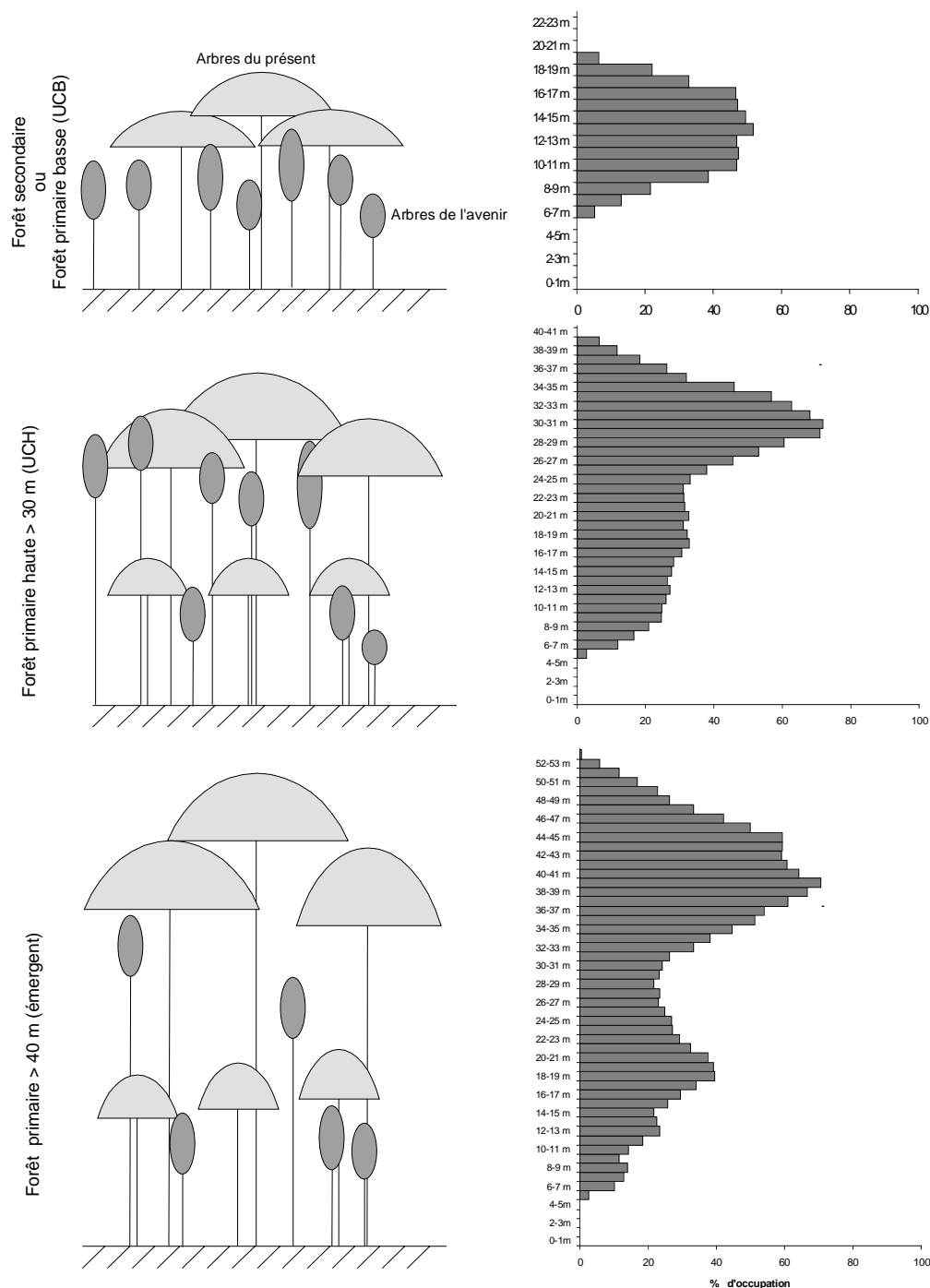
L'étude de la distribution des pleins et des vides par une méthode tridimensionnelle montre que la stratification est un état organisé de la forêt qui intervient dès lors qu'elle acquiert un niveau d'intégrité structurale. Plusieurs paramètres définissent initialement les conditions de la stratification.

- L'occupation relative du massif forestier apparaît comme un paramètre constant. La stratification en forêt de plaine de la Piste de St. Elie s'organise selon cette constante qui lie l'espace occupé à l'espace inoccupé par un rapport de 40 %. Ce paramètre devra être étudié dans des forêts différentes (forêt de plaine, d'altitude, de montagne ou de nuages) afin de définir sa pertinence dans la distinction de statuts forestiers.
- Le nombre moyen de strates ponctuelles suit la distinction forêt secondaire - forêt primaire mais pas celle entre la forêt perturbée et la forêt intacte. Cela se traduit en pratique par la présence de trois ensembles arborescents en forêt primaire (perturbée ou non), contre un seul en forêt secondaire.

La stratification devient interprétable à plusieurs niveaux. Il convient de dissocier la stratification ponctuelle comme une alternance verticale entre le volume occupé par les couronnes et le vide, la stratification en ensembles arborescents comme le regroupement des strates ponctuelles à des hauteurs de référence et la superposition de ces ensembles arborescents lorsque la canopée est haute.

- 1) Calculé sur l'ensemble de la parcelle, le taux d'occupation définit le nombre d'ensembles arborescents comme une caractéristique intrinsèque du type forestier sans prendre en compte les variations du niveau de la canopée. Une couronne participant à l'ensemble arborescent inférieur peut indifféremment former la canopée ou être dominée par un ensemble supérieur. Les ensembles arborescents représentent donc une aptitude ou un potentiel architectural de la forêt. En forêt secondaire, les strates ponctuelles s'organisent en un ensemble arborescent unique. En forêt primaire les ensembles arborescents sont aux nombres de trois (strate A, B et C de Richards, 1952). Cependant cet état n'apparaît en strates superposées que lorsque la canopée est haute et délimitée par l'ensemble des émergents. Dans ce cas, les couronnes se regroupent au niveau de la hauteur des arbres du présent et les ensembles arborescents coïncident avec les ensembles structuraux. Plus les hauteurs de référence sont occupées ou inoccupées plus les couronnes des arbres sont regroupées autour de la hauteur des arbres du présent. Ils ont atteint leur niveau d'inversion écologique et entrent dans la phase d'exploitation du milieu qu'ils occupent. Finalement, plus les strates sont caractérisées par un maximum et un minimum d'occupation, plus les arbres appartiennent intégralement à l'ensemble des arbres du présent.

- 2) En forêt primaire, la superposition des ensembles arborescents est un indice de l'état structural. Les paramètres initiaux (nombre de strates et % d'occupation) fixent les conditions de cette organisation. Ils interviennent en amont des relations structurales. Lorsque la canopée est haute, la forêt a atteint un haut niveau d'organisation puisque le potentiel structural, c'est-à-dire le nombre des ensembles arborescents, est réalisé sur un même site. Par ailleurs, si la superposition s'exprime par une alternance franche entre des strates occupées et des strates inoccupées, la forêt est structurée par les seuls arbres du présent et l'architecture forestière est dans un état homéostatique au sens étymologique du terme (gr. *homoios*, semblable, et *statos*, qui se tient). Au contraire, si les strates sont peu distinctes, les arbres de l'avenir circulent en masse dans le squelette formé par les arbres du présent pour rejoindre leur position définitive (Figure 29). L'architecture forestière est incomplète. La stratification ne peut donc pas être caractéristique d'une forêt primaire dans son ensemble ; elle s'applique à des superficies plus restreintes, marquées par une canopée haute (UCH). Si l'observateur se situe sous une telle canopée, il percevra une stratification horizontale, sinon il verra l'ondulation des strates ponctuelles. Les unités de canopée ne sont pas horizontales et la stratification d'une unité fera intervenir les différentes phases qui conduisent à la superposition des ensembles arborescents depuis sa timide expression au-dessus de 30 m jusqu'à sa subdivision en deux régions pour les hauteurs maximales de la canopée. La représentation d'une forêt en profil, aussi précise soit elle, ne montrera que les variations des strates ponctuelles et masquera la tendance à la stratification.
- 3) En forêt secondaire, la grande majorité des espèces est susceptible d'appartenir au seul ensemble arborescent, celui qui forme également la canopée. L'occupation de l'espace suit alors une loi normale de distribution centrée autour d'un maximum. Vis-à-vis de sa diversité spécifique et du nombre intrinsèque d'ensembles arborescents la forêt secondaire est dans un état structuré.



**Figure 29 : Hypothèse d'un état structural homéostatique**

La superposition des ensembles arborescents et leur distinction en strates franchement occupées et inoccupées peut s'interpréter comme le regroupement des couronnes autour de la hauteur des arbres du présent de chaque ensemble arborescent. L'état homéostatique absolu interviendrait lorsque l'espace est occupé par les seuls arbres du présent dans une proportion de 40 % du volume arborescent étudié sur le site de St Elie. En forêt primaire intacte, cet état est réalisé sur des petites surfaces comportant l'ensemble des émergents.



## C. Conclusion

### 1. La canopée et la stratification

Les auteurs impliqués dans l'étude des strates reconnaissent leur existence dans les forêts monospécifiques (Beard, 1946; Rollet, 1974, Richards, 1983). La stratification en couches horizontales apparaît nettement, confirmée par le calcul des hauteurs ou la méthode des profils (Figure 30a). Les espèces "au comportement identique" se regroupent à des hauteurs semblables, c'est-à-dire que chaque couronne occupe une même hauteur à un même niveau de la forêt. Les strates ponctuelles coïncident avec l'ensemble arborescent unique et la strate est horizontale.

Parallèlement, lorsque la diversité spécifique est faible, la surface de la canopée se rapproche d'un plan horizontal. Cette relation est explicitement illustrée dans le cas de *Miconia calvescens*, une Melastomataceae qui envahit progressivement la forêt indigène de Tahiti (Birnbaum, 1993, 1995) et remplace la canopée diversifiée et ondulante par une canopée monospécifique et horizontale (Figure 30b-d). Plus la canopée est monospécifique plus sa surface rejoint le plan horizontal formé par sa hauteur moyenne. En forêt secondaire de la Piste de St. Elie, la canopée est formée par une minorité d'espèces (*Laetia procera*, *Xylopia nitida*, *Goupia glabra*, *Cecropia sciadophylla*) et les variations de la canopée sont faibles. Au contraire, en forêt primaire de la Piste de St. Elie, la canopée est formée localement par les arbres émergents appartenant à peu d'espèces (*Eperua falcata*, *E. grandiflora*, *Pradosia cochlearia*, *Caryocar glabrum*, *Vouacapoua americana*, *Virola michelii*), les arbres très diversifiés de hauteur moyenne (*Lecythis idatimon*, *L. persistens*, *Eschweilera parviflora*, *E. micrantha*, *E. sagotiana*, *Licania alba*, ...) et les plus petits arbres qui peuvent localement former le toit de la forêt à 15 ou 20 m seulement du sol (*Crudia bracteata*, *Sagotia racemosa*, *Oxandra asbeckii*, *Cassipourea guianensis*...). Il faut en conclure que la diversité floristique se traduit dans les ondulations de la canopée. L'augmentation de la diversité des arbres qui forment la canopée s'accompagne d'une amplitude des hauteurs de plus en plus grande autour de la moyenne et par conséquent d'une surface de canopée ondulante. Le potentiel génétique de chaque espèce s'exprime par des différences entre les hauteurs maximales.

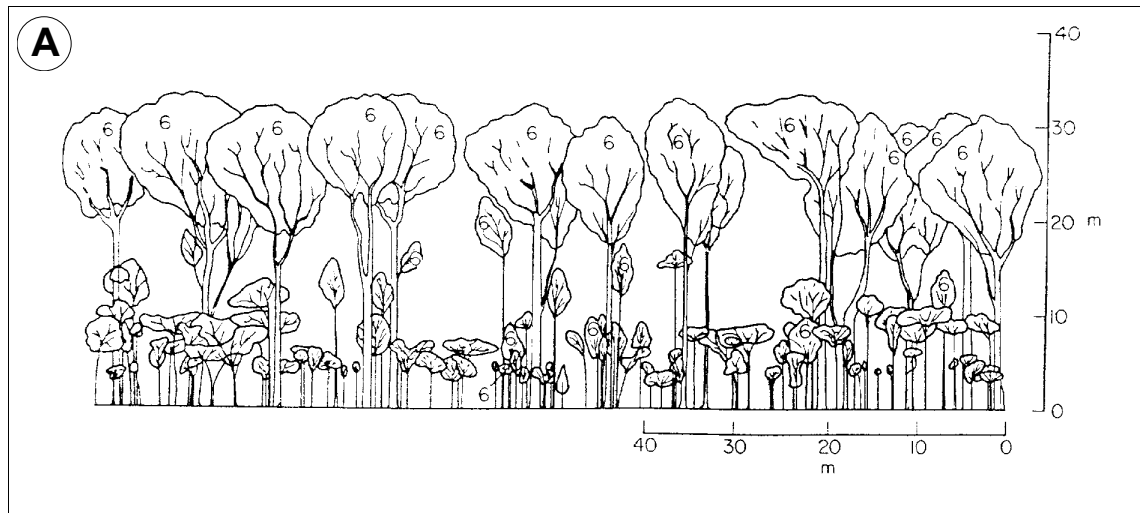
Selon cette hypothèse, la diversité floristique s'accompagne d'une difficulté croissante à atteindre l'état homéostatique. En forêt primaire, il se réalise sur des petites superficies, lorsque les conditions de stabilité sont réunies durant le temps nécessaire aux arbres pour atteindre leur hauteur d'inversion. Dès que les arbres de l'avenir ont rejoint leur hauteur d'exploitation, c'est-à-dire qu'ils constituent un ensemble du présent, la stratification est réalisée. Ils appartiennent aux arbres du présent et leur nombre augmente de telle façon que la proportion de 40 % entre l'espace occupé et l'espace inoccupé soit intégralement au profit des arbres du présent. Cet état se localise dans les unités de canopée haute (UCH). Dans une forêt peu diversifiée ne comportant qu'un ensemble arborescent, l'organisation structurale est atteinte dès que la canopée horizontale est constituée. Cet équilibre sera fixe tant que la diversité n'évolue pas. Une forêt monospécifique et monostratifiée est également une forêt dans un état structuré vis-à-vis de la seule espèce qui la compose. Du

point de vue de l'organisation structurale, ce type de forêt est dans le même état qu'une UCH de forêt primaire. La forêt d'Arbocel qui subit l'insertion permanente d'espèces provenant de la forêt primaire périphérique (Toriola, en cours) est dans un état organisé vis-à-vis des espèces secondaires qui composent la canopée mais le niveau de cette organisation s'amplifie progressivement avec le nombre croissant d'espèces de forêt primaire en sous-bois. Enfin en forêt perturbée, la structure organisée qui constitue le squelette de la forêt est disloquée par l'insertion des espèces secondaires. Dans les deux types forestier d'Arbocel, l'architecture forestière est dans un état instable. En fonction de l'état initial (le nombre d'espèce et la distribution des strates ponctuelles), l'aboutissement à l'état organisé final est un processus dynamique qui fait intervenir l'enrichissement floristique, particulièrement l'augmentation du nombre des ensembles arborescents, et la migration des strates vers les hauteurs de références par la croissance des arbres et leur développement architectural.

Finally les distinctions initiales entre la parcelle de forêt primaire et celle de forêt secondaire s'inscrivent dans une série structurale continue définie par l'organisation des couronnes. La parcelle de forêt primaire ne peut pas être considérée comme structurellement homogène. Les secteurs où la canopée est basse ont une structure analogue à celle de la forêt secondaire, seules les espèces et la diversité changent. La parcelle se compose d'une mosaïque d'entités, depuis celles mono-stratifiées analogues à la forêt secondaire jusqu'aux entités organisées qui comportent les trois ensembles arborescents. Par ailleurs, les espèces qui forment la canopée de forêt secondaire sont encore présentes sur la parcelle 5B-10B. Le "goupi", *Goupia glabra* une des espèces dominantes en forêt secondaire, est également un des plus grand arbre de la forêt primaire, dépassant 50 m. Sur la parcelle de 10 ha, 10 individus de "goupi" s'étagent entre 14,2 et 67 cm de DBH; *Laetia procera* est capable d'occuper une strate basse de la forêt primaire, on compte 11 individus compris entre 10,5 et 35,2 cm de DBH, 17 individus de *Xylopia nitida* compris entre 10,5 et 36,6 cm de DBH. Enfin, la forêt secondaire subit l'insertion permanente d'espèces de forêt primaire et la forêt primaire perturbée est composée d'une canopée de forêt primaire et d'un sous-bois de forêt secondaire. A ce point, la distinction entre la forêt secondaire et la forêt primaire devient floue, il y a un changement graduel de l'organisation induit par une augmentation de la diversité des espèces et surtout du nombre d'ensembles arborescents. Si Brown et Lugo (1990) montrent qu'une forêt secondaire peut contenir, en 80 ans, autant d'espèces qu'une forêt primaire, contient elle pour autant les trois ensembles arborescents ? L'apparition des émergents exige plusieurs centaines d'année et sans ce groupe ni la stratification ni les ondulations de la canopée ne peuvent traduire une structure de forêt primaire. Dans la forêt d'Arbocel, homogène et structuré, l'insertion de nouvelles espèces introduit une hétérogénéité de la vitesse de croissances des arbres, de leur durée de vie, du volume occupé par leur couronne, de leur exigence écologique, de la distribution des ressources disponibles, des relations inter-spécifiques... Toutes ces différences se traduisent dans les ondulations de la surface arborescente inférieure et se transmettent progressivement dans les ondulations de la surface de la canopée. Une forêt primaire se distingue alors d'une forêt secondaire par la présence de ses

émergents mais également par celle de ses chablis et de toutes les hauteurs intermédiaires. Les grands arbres sont à la fois responsables d'un étirement de la surface de la canopée vers le haut durant leur vivant et vers le bas durant leur mort (Bruenig et Huang, 1989). Les deux étapes du continuum secondaire-primaire ne sont que les extrêmes d'un enrichissement floristique et structural continu.

Peut on parler de forêt secondaire lorsque la canopée est basse en forêt primaire ? S'il s'agit d'anciens chablis, les espèces sont dites pionnières ou héliophiles. Elles reconstituent rapidement la canopée et permettent aux espèces dites primaires de s'installer et de se développer dans des conditions micro-climatiques plus stables. L'organisation structurale de ces anciens chablis est réellement analogue à celle de la forêt secondaire. Les espèces sont peu diversifiées et la structure est mono-stratifiée. Finalement, la hauteur de canopée est-elle dépendante de la richesse floristique ? Si tel est le cas, l'enrichissement floristique se traduit directement par une progression vers l'état organisé.



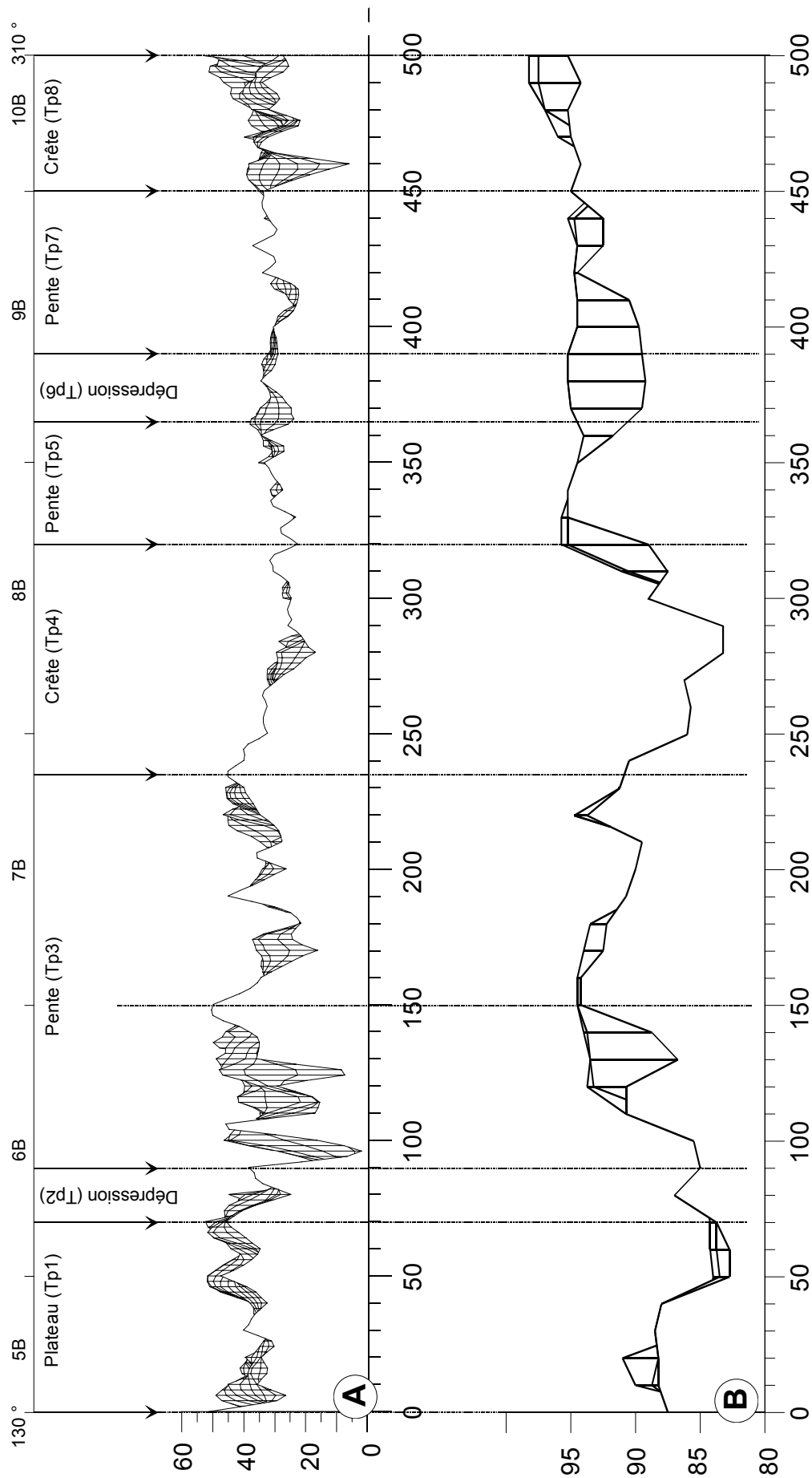
**Figure 30 : La stratification et la canopée des forêts monospécifiques**

**A)** Profil d'une forêt monostratifiée à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard. au Zaïre (fig. 1c, Richards, 1983). La faible diversité floristique s'accompagne d'une canopée à tendance horizontale. **B)** Coupe transversale d'une forêt monostratifiée de Tahiti transformée par l'invasion de *Miconia calvescens* DC. **(C-D)** *M. calvescens* remplace progressivement une canopée originelle ondulante par une canopée horizontale monospécifique.

## **2. La canopée et la richesse floristique**

La relation entre la diversité floristique des arbres de DBH supérieur à 10 cm et la hauteur de la canopée est représentée par la superposition des graphiques A et B de la Figure 31. Sur des petites portions, la corrélation entre les deux paramètres est nette, notamment en Tp4 (crête) où la hauteur de la canopée décroît en même temps que l'indice de diversité. Le chablis permanent explique la faible hauteur de canopée et la faible diversité floristique. Cette relation se retrouve, sur le toptype Tp1 (plateau) dont la canopée supérieure à 40 m est reliée à un fort indice de diversité et leur diminution est parallèle ou, sur la progression de la hauteur de la canopée de Tp7 à Tp8 qui atteint le sommet de la parcelle (53,7 m) lorsque la diversité floristique est maximale. Cette progression suit par ailleurs la topographie du sol. Le bas-fond Tp2 est caractérisé par la plus faible diversité floristique. Au contraire le site Tp3 est caractérisé par une canopée fluctuante et une diversité floristique haute et constante. Cette différence provient notamment du chablis créé sous nos yeux en janvier 1995, c'est-à-dire avant les mesures télémétriques mais après l'échantillonnage des arbres de cette portion de parcelle (Prévost et Sabatier, comm. pers.). Le déphasage entre ces deux observations (entre 1 et 5 ans selon le quadrat) ne permet pas de conclure sur le degré de corrélation entre la diversité floristique et la hauteur de la canopée. Cependant, Duivenvoorden (1996) a montré récemment que le nombre d'espèces, calculée sur 95 placettes de 0,1 ha était directement corrélée à la hauteur de la canopée dans une forêt de "terre ferme" de l'Ouest amazonien en Colombie. Par ailleurs, il note que la richesse spécifique est dépendante de la nature du sol et notamment du drainage. Il en conclut que les variations du niveau de la canopée constituent un indice des conditions environnementales : « *Upper canopy height of mature forests reflects the degree of environmental hostility and this explains the strong general correlation between forest height and tree taxon density* ».

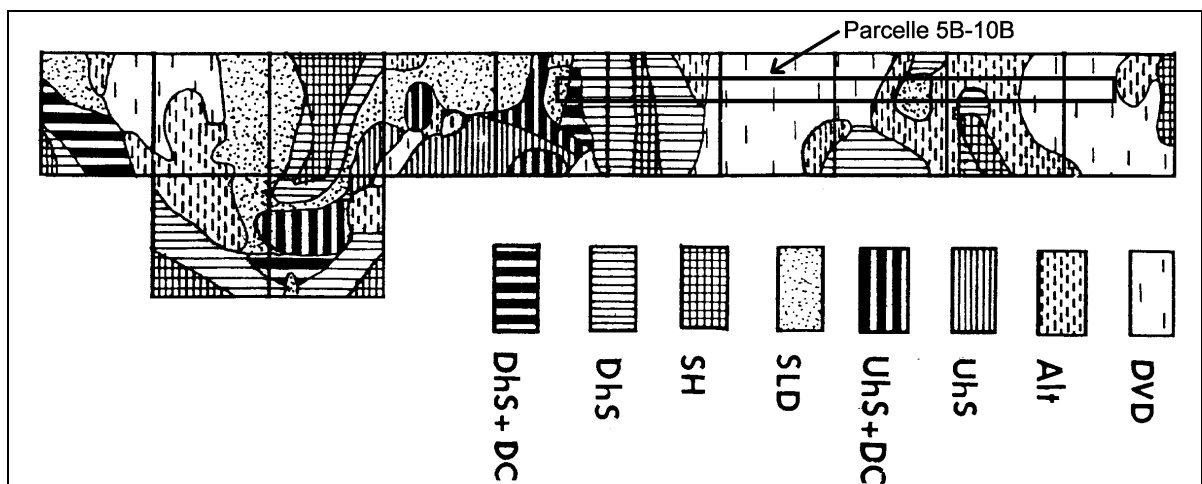
La nature du sol et la topographie ont une influence immédiate sur la diversité floristique et donc indirectement sur la structure forestière et la hauteur de la canopée. Certaines espèces sont inféodées à une situation topographique particulière. A Puerto Rico, Basnet (1992) a montré que la présence de certaines espèces (*Guarea guidonia*, espèce présente en Guyane) est directement liée aux pentes et aux crêtes alors que d'autres sont plus caractéristiques des plateaux et des faibles pentes (*Manilkara bidentata* ou *Swietenia macrophylla* pour les espèces présentes en Guyane). Dans une autre approche, Johnson (1992) montre que la répartition de ces espèces est reliée à la pédologie du site. Barthès (1991) montre que la répartition d'*Eperua falcata* et *E. grandiflora* peut s'expliquer directement, en Guyane française, par le type de drainage. Sabatier et al. (sous presse) ont montré que *Eperua falcata* est plus fréquente sur les sites à drainage latéral et superficiel alors que *Eschweilera parviflora* préfère le drainage vertical libre de sorte qu'une représentation cartographique oppose la distribution de ces deux espèces. *E. falcata* représente l'émergent le plus fréquent des parcelles et sa distribution reliée au drainage se traduit dans les variations du niveau de la canopée et par voie de conséquence dans la réalisation de la stratification.



**Figure 31 : Relations entre la surface topographique de la canopée et la diversité floristique**

**A)** - Evolution de la canopée le long des 8 topotypes. **B)** - Evolution de la diversité floristique des arbres de DBH > 10 cm estimée par l'indice de Mac Intosh (*Extrait des données calculées sur 10 par Sabatier et Prévost, 1996*).

La carte pédologique de la parcelle de 10 ha est extraite de Sabatier et *al.* (loc. cit., Figure 32). La bande forestière constituée par notre parcelle 5B-10B est homogène, caractérisée par un drainage à composante verticale libre. Toutefois il existe, vers la fin de la parcelle en concordance avec la toposéquence Tp4-Tp5-Tp6-Tp7, une poche homogène constituée principalement d'altérite qui se rapproche de la surface topographique à moins d'1,2 m de profondeur aux dépens des horizons microagrégés superficiels. Cette situation pédologique s'interprète comme une phase avancée de la pédogenèse (stade III selon Sabatier et *al.*, loc. cit.) marquée par un drainage à composante superficielle et latérale qui tend à réduire la densité des diamètres inférieurs à 15 cm de DBH (Guillaume, 1992 et Tableau 2). Si la distinction entre drainage vertical libre (DVL) et drainage vertical bloqué (DVB) se traduit nettement sur la structure diamétrale du peuplement par une diminution des gros arbres (Lescure et Boulet, 1985), le stade intermédiaire à altérite superficiel n'est pas si nettement tranché (Sabatier et *al.*, loc. cit.) de sorte qu'il est difficile de relier avec certitude l'unité pédologique avec l'unité structurale. Cependant il est intéressant d'énoncer l'hypothèse d'une relation entre le drainage latéral et la faible hauteur de canopée tant la superposition de ces deux paramètres est concordante (la couverture à altérites correspond à la zone de prédominance des UCB, cf. Figure 21).



**Figure 32 : Description de la couverture pédologique de la parcelle "biodiversité" (d'après Fig. 3b, Sabatier et *al.*, sous presse) et délimitation de la parcelle 5B-10B.**

**DVD** = Drainage vertical profond ; **Alt** = couverture à altérites ; **Uhs** = système de haut de pente ; **Uhs + DC** = Système de haut de pente et caractère "sec au toucher" à moins de 1,2m ; **SLD** = Drainage latéral superficiel ; **SH** = Surface hydromorphe ; **Dhs** = Système de bas de pente ; **Dhs + DC** = Système de bas de pente et caractère "sec au toucher" à moins de 1,2m .



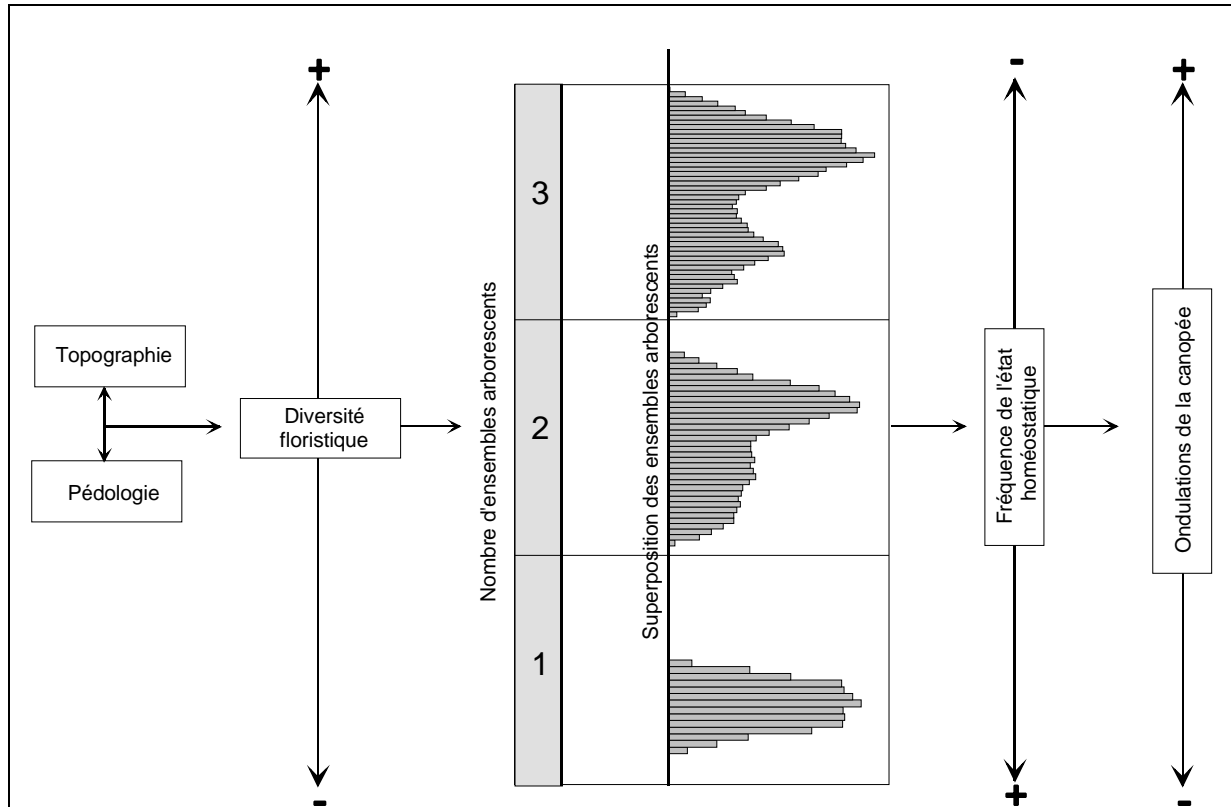
Le volume arborescent est organisé selon plusieurs niveaux. Il est difficile de relier directement la hauteur de la canopée à la topographie du site, pourtant les unités de canopée se superposent en partie aux toptypes. Il est encore difficile d'identifier une relation directe entre la diversité floristique et la hauteur de la canopée, pourtant sur certains secteurs cette relation est indéniable. Il est toujours difficile de relier le drainage à la hauteur de la canopée, pourtant le stade pédologique à altérite se superpose à des hauteurs faibles de la canopée. Enfin, la diversité floristique suit les changements de toptype et de paysage forestier (Cf. § II.A.2.a)

Les critères structuraux s'associent plus directement. Les ondulations de la canopée traduisent celles de la surface arborescente inférieure et la hauteur de la canopée reflète l'état de la stratification. Kahn et de Granville (1992) résument l'action de ces différents critères en ces termes : « *Local topography not only determines declivity, but also influences the frequency of treefalls, i.e., forest architecture and dynamics. It plays an immediate role in the modification of drainage and thus of water supply, and affecting forest architecture interferes on light intensity in the understory* ». La relation pédologie-topographie influence la diversité floristique et particulièrement le nombre des ensembles arborescents. Selon ce nombre, l'aboutissement à l'état homéostatique est réalisé avec une plus ou moins forte fréquence. La forêt secondaire, dans son ensemble, réalise l'état homéostatique défini par son ensemble arborescent unique. En forêt primaire, cet état ne se retrouve que sur de petites superficies, lorsque l'ensemble des émergents est présent. L'état homéostatique est donc dépendant des conditions initiales intégralement traduites dans les ondulations de la canopée. Les deux couples pédologie-topographie et canopée-stratification sont interdépendants par l'intermédiaire de la richesse floristique mais déterminent ensemble l'état architectural qui représente la réalisation de la stratification selon la richesse floristique initiale. Ce complexe de corrélations est établi dans la Figure 33.

S'il est de plus en plus admis que la relation pédologie-topographie influence la diversité floristique, cette étude montre que la diversité floristique se traduit, en aval, dans les ondulations de la canopée et dans la réalisation de la stratification. Les ondulations de la canopée deviennent un excellent marqueur de l'organisation structurale de la forêt tropicale de plaine. La hauteur moyenne renseigne sur l'état de la stratification alors que les variations (écart-type) permettent de distinguer le type forestier. Ces résultats permettent d'envisager des méthodes d'analyse de la forêt, et particulièrement de son état architectural, sur de grandes superficies à partir de la description des ondulations de la surface de la canopée. Il est par ailleurs permis de concevoir que cette analyse structurale puisse être utilisée pour une estimation de la diversité floristique. Si les ondulations sont importantes, la forêt est caractérisée par un nombre élevé d'ensembles arborescents et l'état homéostatique se retrouvera dans les secteurs contenant l'ensemble des émergents. Au contraire, si la canopée est horizontale, la diversité floristique est minimale mais l'état homéostatique est généralisé à toute la forêt. Bien entendu, cette voie de recherche doit



faire l'objet d'un grand nombre de travaux complémentaires pour définir clairement la relation entre la diversité floristique et la hauteur de la canopée.



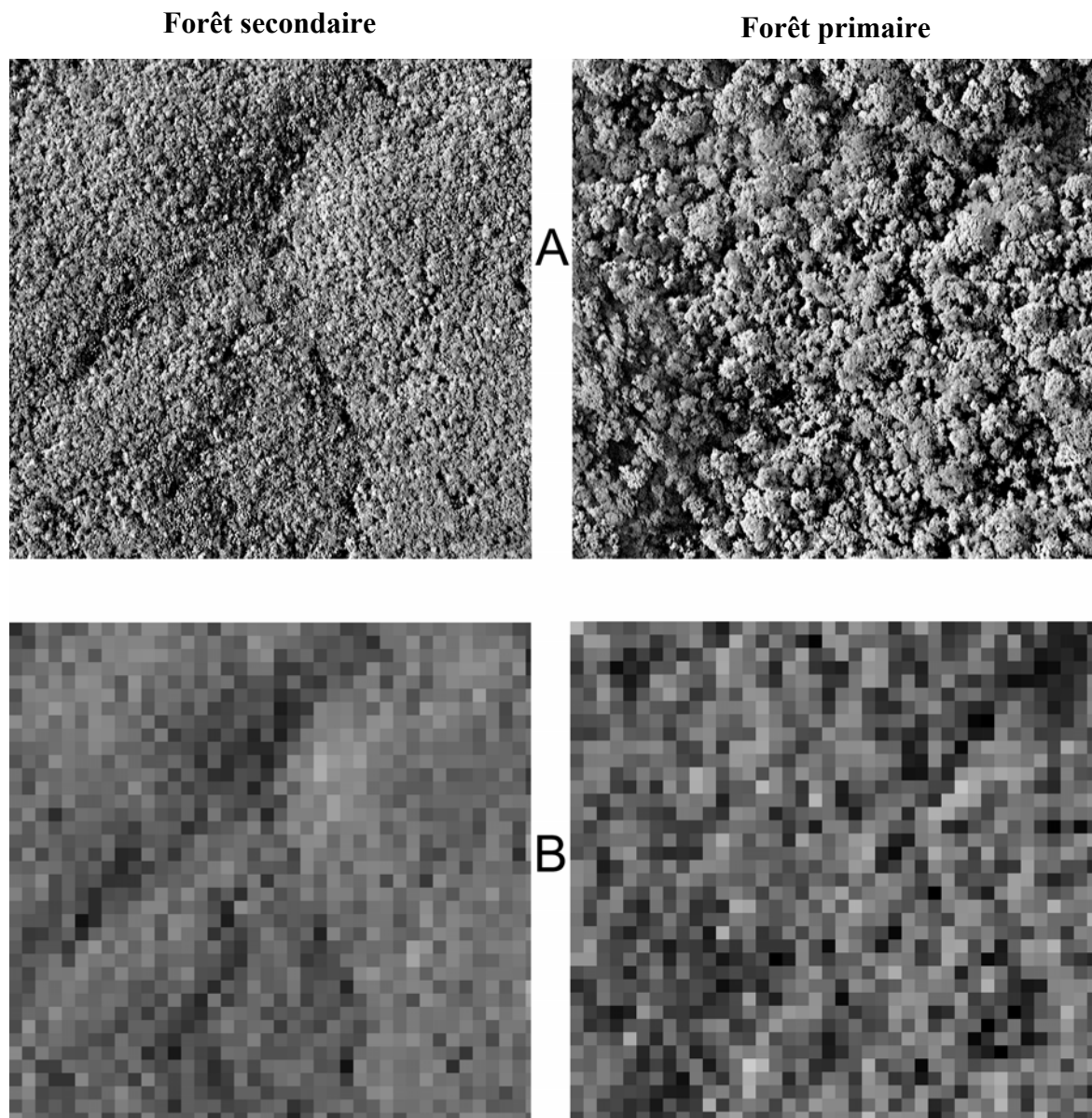
**Figure 33 : Schématisation de l'organisation forestière.**

Le schéma se lit de gauche à droite pour définir la hiérarchie des corrélations mais le passage d'une étape à l'autre n'est pas nécessairement linéaire. Le couple Topographie - Pédologie influence fortement la diversité floristique. Selon sa position sur le gradient, la richesse spécifique induit une augmentation du nombre des ensembles arborescents et fixe les conditions de l'état homéostatique. Plus les ensembles arborescents sont nombreux, plus cet état organisé est difficile à atteindre. En forêt primaire, il faut le temps et l'équilibre nécessaire à la constitution de l'ensemble des émergents, en forêt secondaire, il suffit que la canopée soit formée. Finalement, plus l'état homéostatique est complexe moins il est fréquent, il n'interviendra que sur des petites superficies de forêt primaire, lorsque la canopée est haute. L'ensemble de ces corrélations se traduit dans les ondulations de la canopée. Lorsqu'elle ondule fortement, les phases homéostatiques doivent se rechercher dans les UCH, lorsqu'elle est horizontale, elles sont généralisées.

### **3. Vers une typologie quantitative des types forestiers à grande échelle**

Les ondulations de la canopée constituent un indice de choix dans la distinction des types forestiers. A partir d'images aériennes, une analyse des ondulations peut être envisagée par le traitement numérique des pixels.

Les images suivantes (Figure 34) proviennent d'une mosaïque de photos aériennes, prises au 1/5000<sup>ème</sup> par l'IGN en 1991, vers 6 h 30 du matin au-dessus du site de la Piste de Saint Elie, et numérisées en 256 nuances de gris. La valeur numérique de chaque pixel est comprise entre 0 (=noir) et 255 (=blanc). Les deux images sont de même taille (943 x 985 pixels), et montrent la forêt primaire intacte et la forêt secondaire d'Arbocel. Le soleil rasant favorise la distinction des contrastes et la gamme de gris, transmet une information sur la topographie de la canopée. Les arbres dominants apparaissent en clair et les trouées en sombre, de sorte qu'un profil de la distribution des pixels est lié aux variations de la surface topographique de la canopée. Cependant, il est difficile, même avec l'aide de la stéréo-photographie, d'évaluer avec précision les hauteurs absolues de chaque arbre ou des trouées à partir d'une telle photo ; seules les différences relatives peuvent être étudiées. Une simple observation de ces deux images montre les différences de granulométrie entre ces deux types forestiers : Arbocel semble être vue depuis une altitude plus élevée car le grain est beaucoup plus fin et l'aspect général plus uniforme. Les juxtapositions de pixels blancs et noirs sont plus nombreuses et diffuses. La parcelle de forêt primaire est caractérisée par des plages homogènes dues aux larges couronnes d'arbres et les contrastes entre le blanc et le noir interviennent entre les couronnes. Le format numérique permet d'entreprendre une analyse statistique sur la dispersion des pixels autour d'une moyenne qui représente un niveau de gris parmi les 255 disponibles. La taille du pixel définit la précision de l'image et par conséquent de son interprétation. Sa taille sur l'image est estimée en comptant le nombre de pixels qui définissent la largeur de la piste proprement dite sur la photo originale. 30 pixels définissent la largeur de la piste à l'endroit où elle mesure 2,5 m. Un pixel, information numérique unitaire de l'image, correspond donc à un carré d'environ 8,3 cm de côté, de sorte qu'une analyse statistique des variations observées n'est pas concordante avec l'échelle des mesures télémétriques. Pour conformer ces deux échantillons, il convient d'ajuster la taille du pixel à celle de la grille de la télémétrie (2 m x 2 m). Si 30 pixels définissent 2,5 m de côté, 24 pixels définissent 2 m et un carré de 24 x 24 pixels définit une superficie de 4m<sup>2</sup> (2 m x 2 m). L'image est redéfinie selon un filtre qui construit une image mosaïque de 24 pixels de côté, chaque pièce de cette mosaïque définit la moyenne des variations. La nouvelle image obtenue est définie par un pixel de 2 m x 2 m en concordance avec les mesures télémétriques et toutefois 25 fois plus précise qu'une image panchromatique obtenue avec le satellite SPOT (un Pixel de 10 m x 10 m contiendra 25 pixels de 2m x 2 m). A partir de cette image transformée, la dispersion des pixels dans la gamme de gris comprise entre 0 et 255 permet de confronter, en valeurs relatives, les informations photographiques aux données obtenues par la télémétrie.



**Figure 34 : Photographies aériennes de la forêt primaire intacte et secondaire (1/5000, 1991)**

**(A)** - Les images de taille identique (985 x 943 pixels) montrent les différences de texture du "grain" selon le type forestier. **(B)** - La mosaïque reconstitue l'image à l'échelle du maillage télémétrique; un pixel contient alors 24 x 24 pixels de l'image précédente soit une information de 2 m de coté. A cette échelle, la dispersion des pixels (médiane et écart-type) rend compte des ondulations de la surface topographique de la canopée selon le type forestier.

Le tableau suivant (Tableau 6) donne les caractéristiques statistiques et de dispersion des pixels autour de cette moyenne.

**Tableau 6 : Les variables statistiques de la distribution des pixels de l'image selon le type forestier.**

	Forêt primaire	Forêt secondaire
Moyenne	<b>132,87</b>	<b>135,1</b>
Médiane	<b>133</b>	<b>135</b>
Ecart-type	<b>42,24</b>	<b>31,34</b>
Minimum	<b>54</b>	<b>76</b>
Maximum	<b>217</b>	<b>196</b>
Intervalle [Min - Max]	<b>163</b>	<b>120</b>

Les tendances statistiques de l'image sont concordantes avec celles des mesures télémétriques. Comme pour la surface topographique de la canopée, les médianes coïncident avec la valeur moyenne de sorte que les pixels sont distribués équitablement autour de ce pixel moyen. Le pixel moyen ne peut pas traduire la hauteur moyenne de la canopée parce que l'image en elle-même représente une impression des ondulations. Lorsqu'un arbre est grand, émergeant de la canopée, il forme une ombre et c'est cette variation proportionnelle qui est enregistrée dans le pixel moyen. Un émergeant de 40 m n'apparaîtra pas forcément plus blanc qu'un émergeant de 20 m de hauteur. La comparaison des moyennes indique d'ailleurs que l'image de la forêt secondaire est plus claire (ou plus blanche) que celle de la forêt primaire. Les valeurs brutes ne sont pas superposables aux mesures télémétriques. En revanche, la dispersion des pixels donne une interprétation des écarts autour du pixel moyen et reflète l'intervalle des ondulations de l'image. L'intervalle entre le minimum et le maximum et l'écart type sont plus grands en forêt primaire, ce qui confirme que la canopée de la forêt primaire est marquée par une forte amplitude des variations de hauteur autour de la moyenne. L'analyse de la distribution des pixels d'une photographie numérique traduit la dispersion des hauteurs de la canopée autour d'une moyenne. Une telle analyse peut donc être utilisée pour mettre au point un indice structural qui traduirait l'hétérogénéité de la surface topographique de la canopée alors qu'elle n'apportera aucune information sur les hauteurs absolues des arbres.

Certaines imprécisions doivent, toutefois, être corrigées afin d'affiner le résultat de cette méthode. En effet, les images précèdent de 4 ans les mesures télémétriques et il est probable que, dans ce laps de temps, des différences dans la structure d'Arbogel sont apparues, dues à la vitesse de croissance des espèces pionnières et à la cinétique de renouvellement de ce milieu. Ces différences sont probablement négligeables en forêt primaire en dehors des chablis, qui interviennent annuellement et modifient considérablement le modelé de la surface topographique en certains endroits. Par ailleurs, la déformation circulaire des photographies aériennes entraîne un biais dans l'interprétation de l'ensemble des pixels puisque, dans les parties périphériques de l'image, les arbres sont

en vue oblique. Une nouvelle couverture photographique à basse altitude (200 m), associée à une cartographie télémétrique à plus grande échelle (10 ha) permettraient de confirmer, avec précision le rapport entre les ondulations de la canopée et la distribution des pixels. Cependant, l'interprétation des écart-types permettrait sans doute d'établir une corrélation entre les informations structurales obtenues directement par des mesures de la canopée et celles tirées de photographies aériennes. Une telle corrélation permettrait d'élaborer la cartographie des types forestiers selon les ondulations de la canopée sur de grandes superficies, depuis une photographie aérienne. Une étude préliminaire de faisabilité a débuté, en collaboration avec L. Demagistri (Géo-Image), durant mon séjour à Cayenne. Par ailleurs, nous avons déjà montré que les variations de la surface topographique de la canopée sont interprétables depuis des images multispectrales obtenues à grande échelle (capteurs à 100 et 200 m d'altitude), à faible vitesse depuis le dirigeable du Radeau des Cimes au Cameroun (Laumonier et *al.*, 1992). La corrélation dépend de la longueur d'onde utilisée : 753 nm traduit ces variations avec une excellente corrélation (93 %). Malheureusement, cette longueur d'onde n'est pas enregistrée par les capteurs embarqués sur le satellite SPOT (0,5-0,59, 0,61-0,68 et 0,79-0,89  $\mu\text{m}$  en mode multi bandes et 0,51-0,73  $\mu\text{m}$  en mode panchromatique, Huynh, comm. pers.) et le transfert de méthode du dirigeable jusqu'au satellite ne peut donc pas être envisagé.

L'analyse des images numériques offre une perspective pratique pour détecter les variations de la canopée mais les imageurs laser ou les caméras télémétriques à balayage, utilisés dans l'analyse de la microtopographie des routes, sont de véritables outils de précision qui enregistrent, en temps réel, les variations centimétriques d'une surface. Si les ondulations de la canopée se révèlent indicatrices de la structure et de l'état architectural de la forêt, ces imageurs doivent constituer les outils de choix de leur analyse à grande échelle.

Cette analyse quantitative montre que l'espace en forêt n'est ni complètement ni aléatoirement occupé. L'organisation spatiale définit un état architectural de la forêt qui acquiert un équilibre homéostatique dont l'expression se complexifie avec la diversité floristique. Les ondulations de la canopée traduisent la résultante de l'enrichissement floristique et de cet état architectural. Lorsqu'elle est haute et que la forêt est diversifiée du point de vue de ses ensembles arborescents, la structure est marquée par la superposition des ensembles arborescents et l'absence ou la rareté des arbres de l'avenir. Lorsqu'elle est basse mais peu diversifiée, la structure, monostratifiée, est également dans un état homéostatique stable. Dans les autres cas, l'organisation forestière est incomplète ou instable si la diversité floristique évolue considérablement.

La stratification est donc un état organisé des strates ponctuelles dans une dynamique gérée par l'élévation de la canopée. Les strates migrent et se regroupent à des hauteurs de références ou se séparent en strates supplémentaires. Elles représentent les couronnes des arbres de sorte que les phases de migration et de séparation s'appliquent aux arbres eux-mêmes. La phase de migration fait intervenir la croissance verticale des arbres et leur circulation dans le volume arborescent, la phase de séparation définit une exclusion entre les couronnes au sens donné par Alexandre (1984). L'agencement des arbres, leur relation, leur regroupement, leur exclusion, leur dépendance, leur potentiel génétique sont autant de facteurs qui interviennent dans la progression verticale des arbres. L'encombrement spatial exprime un frein à leur circulation tandis que les espaces vides constitueront des sites favorables à la circulation dans le plan vertical. Comment se réalise la migration des couronnes dans un environnement encombré ou vide ?

La partie suivante se propose d'évoquer ces relations sur la parcelle 5B-10B de forêt primaire de Saint Elie. Les variations topographiques de la surface arborescente inférieure seront décrites en relation avec la distribution des couronnes d'arbres. Les vides apparaissent lorsque cette surface est émergente, et les ensembles continus délimitent une surface plane et homogène alors qu'un sous-bois occupé sera marqué par une surface topographique affaissée. A partir de ce canevas, épaulé par le profil 3D et les observations de terrain, cette partie cherchera à définir des différences dans la migration des espèces d'arbres, non seulement dans les vitesses intrinsèques de croissance mais aussi dans la plasticité et l'aptitude à exploiter, voire créer l'espace qu'elles occuperont. L'espace qui entoure chaque arbre comporte en dehors de la fraction occupée par la couronne, un espace à occuper, généralement situé au-dessus, et un espace à libérer, généralement situé sous la couronne. La migration des arbres vers les hauteurs de référence est le résultat d'une gestion, dans le temps, de l'espace occupé.

#### IV. Contexture des surfaces arborescentes

Les mesures télémétriques ne permettent pas une reconnaissance précise des formes notamment parce que la méthode repose sur l'analyse d'une surface plutôt que d'un point (cf. §. II. C.2.a). A une hauteur de 40 m, le point culminant est recherché sur un plan optique de 3,6 x 2,4 m, donc plus large que la maille au sol. Ce biais provoque un lissage de la surface topographique et agit toujours par excès. Les émergents ou les trouées qui provoquent une rupture franche dans le plan vertical peuvent être circonscrits. En revanche, les petites variations de hauteur ou les espaces qui interviennent entre les couronnes n'apparaîtront pas dans le modelé de la surface. Finalement, les mesures télémétriques se limitent à la description topographique, c'est-à-dire aux événements du relief qui forment les convexités et les concavités autour du plan moyen des surfaces du volume arborescent. Dans la canopée, la hauteur moyenne sépare les unités de canopée de sorte que les convexités seront exclusivement des UCH et les concavités des UCB. Les convexités de la surface arborescente inférieure forment avec le sol des cavités qui creusent le volume arborescent (Figure 35).

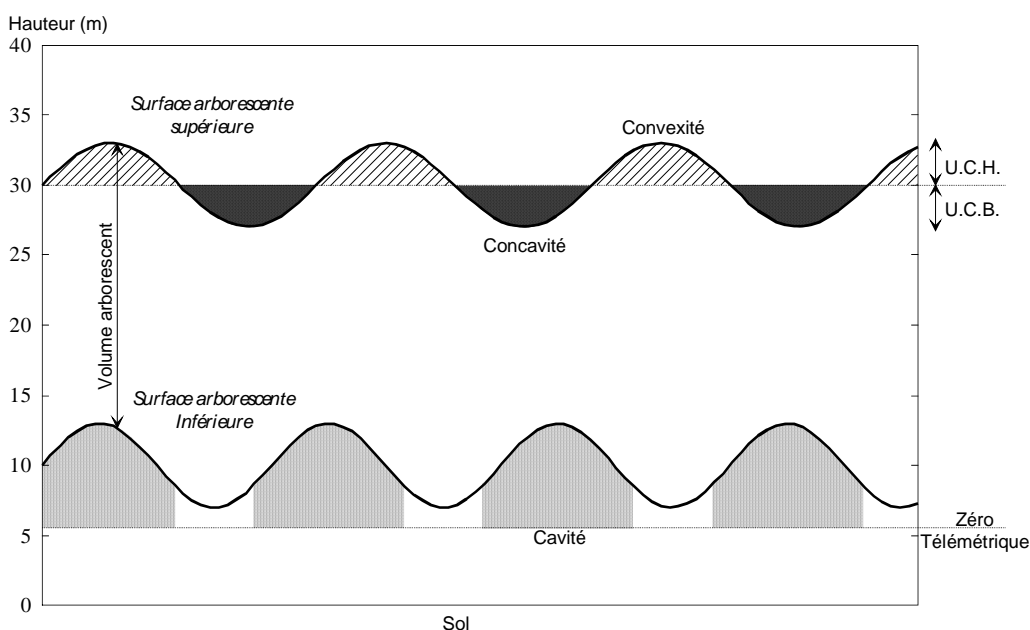


Figure 35 : Les événements topographiques des surfaces limites du volume arborescent

La parcelle 5B-10B a été parcourue avec des cartes isométriques de 5 m, obtenues par une interpolation des points au plus proche voisin, qui délimitent des unités de même hauteur dans la canopée et dans le sous-bois. L'intervalle de 5 m entre les courbes de niveau constitue un filtre qui sélectionne les grands changements de relief. Une définition supérieure augmente la fréquence des convexités et concavités mais leur superficie diminue parallèlement et devient inférieure au champ optique de mise au point. Par ailleurs, cet écart de hauteur se révèle être une limite en deçà de laquelle il devient difficile de qualifier les changements de relief par une observation faite depuis le sol. Dans certains

secteurs, pour accroître la précision, la carte est effectuée avec une maille de 1 m et dans ce cas, lorsque la mesure est inférieure aux limites du télémètre, la hauteur est estimée à l'œil.

### **A. La surface de la canopée**

La carte isométrique définit les changements de relief dans les unités de canopée haute (UCH) et basse (UCB). Ces dernières traduisent la fréquence et la répartition du niveau de la surface par rapport à la hauteur moyenne sur l'ensemble de la parcelle. Dans ces unités, les ondulations interviennent mais elles se situent toujours, soit au-dessus (UCH), soit en dessous (UCB) du plan moyen de la canopée. Le Tableau 7 indique la superficie planaire (planimétrie) de chaque courbe de hauteur de la canopée et leur représentation dans les unités de canopée. Plus des trois quarts de la surface de la canopée se situe entre 20 et 40 m tandis que les extrêmes (trouées et émergents) occupent chacun moins de 1 % de la superficie totale. Comment se répartissent les différentes classes de hauteur dans les unités de canopée ? Comment interviennent et quelle forme ont les ondulations dans ces unités ? Quelles sont les causes des changements de hauteur ? A quelle échelle se produisent-ils ?

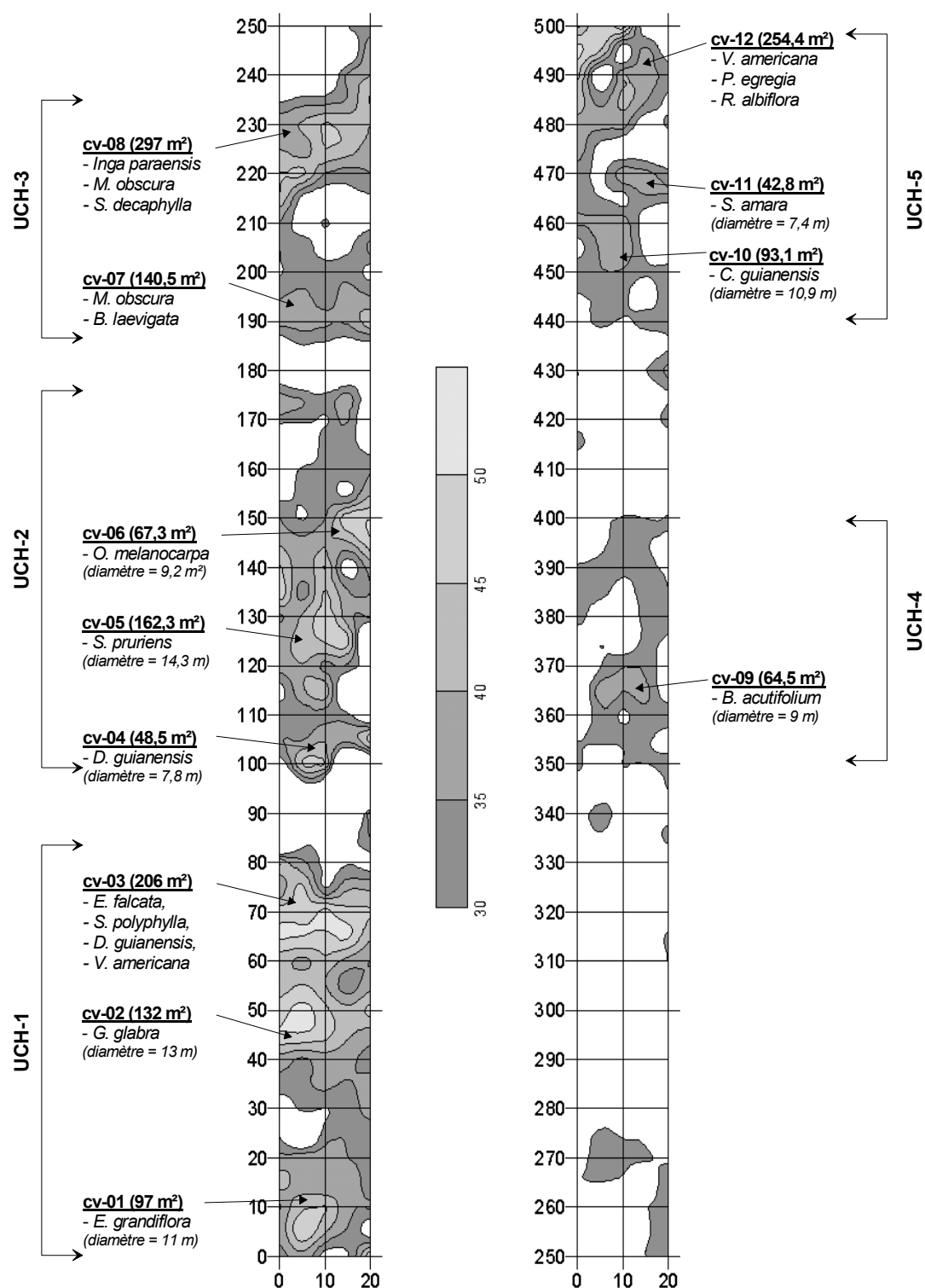
**Tableau 7 : Superficie planaire (planimétrie) des courbes de niveaux de la carte de la canopée**

	Parcelle 5B-10B = 10000 m²										
	UCB = 4624,3 m²						UCH = 5375,7 m²				
Hauteur (m)	≤ 5,56	5,56-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40	40-45	45-50	> 50
Superficie (m²)	99,4	123,2	253,4	578,6	1415,5	2154,2	2577,5	1541,3	788,3	391,7	76,9
% planaire	0,99	1,23	2,53	5,79	14,16	21,54	25,78	15,41	7,88	3,92	0,77

#### **1. Les convexités de la canopée**

Les changements de relief interviennent dans des unités plus ou moins circulaires, généralement centrées autour d'un point émergent (Figure 36). La courbe de niveau la plus excentrée du point émergent est considérée comme la limite extérieure de l'unité et sa superficie planaire est utilisée pour donner une estimation de la taille de l'unité. Les superficies ne sont que des estimations par défaut basées sur la partie visible de l'unité, elles sont souvent plus larges que les limites en X de la parcelle. Les convexités existent principalement dans la première moitié de la parcelle, sur le plateau Tp1 et la pente Tp3. Elles sont formées par les grands arbres qui émergent du plan moyen de la canopée. En compagnie de J.-F. Molino, la cartographie des arbres qui forment la canopée a été entreprise en suivant une méthode voisine de celle utilisée à Sumatra par Torquebiau (1986). Tous les dix mètres en X et en Y, l'arbre le plus haut est repéré et sa hauteur est mesurée avec le télémètre. La circonscription des convexités de la canopée provient de la carte isométrique, leur signification et la hauteur des arbres sont issues de cette nouvelle investigation sur le terrain.





**Figure 36 : Les convexités des Unités de Canopée Haute (U.C.H.)**

Les unités convexes circulaire sont délimitées par la courbe de niveau dans laquelle pointe la flèche. Les unités élémentaires s'associent aux groupes émergents et forment cinq U.C.H. distinctes par leur hauteur et le nombre de groupe émergent qu'elles comportent.

Les unités convexes circulaires définissent les arbres émergents. Elles sont constituées d'un sommet central ou épicentre. La rupture que provoque un tel arbre isolé dans le plan horizontal de la canopée se traduit par une série de courbes de niveau fermées. Deux unités de ce type (cv-01 et cv-02) se trouvent inscrites dans le topotype Tp1. Elles correspondent à l'émergence d'un *Eperua grandiflora* qui culmine à 49 m pour un DBH de 48,7 cm et d'un *Goupia glabra* qui mesure 50 m pour un DBH de 67 cm situé à proximité du précédent. Les deux émergences ont une superficie planaire de 97 m<sup>2</sup> pour *E. grandiflora* et 132 m<sup>2</sup> par défaut (la limite se situant en dehors de la parcelle) pour *G. glabra* ce qui, rapporté à un cercle, équivaut à un diamètre de couronne de respectivement 11 et 13 m seulement. Dans la première partie du topotype Tp3, un *Dicorynia guianensis* (cv-04), de 54,1 cm de DBH, atteint 44 m pour une superficie planaire de 48,5 m<sup>2</sup> soit un diamètre de couronne moyen de 7,8 m par défaut et un très grand *Sterculia pruriens* (cv-05) mesure 48 m pour un DBH de 72 cm et une superficie planaire de 162,3 m<sup>2</sup> soit une couronne de diamètre moyen de 14,3 m. A proximité, en bordure de la parcelle, un grand *Ormosia melanocarpa* (cv-06) atteint 49 m pour un DBH de 52,5 cm. Sur la deuxième moitié de la parcelle, les émergents sont moins fréquents et moins grands. Dans le bas de la pente Tp5 et au début du Tp6, un *Brosimum acutifolium* (DBH= 69 cm, H =36,5 m) émerge peu d'une surface de canopée horizontale et crée une convexité élémentaire (cv-09, 64,5 m<sup>2</sup> soit 9 m de diamètre) de faible amplitude. Au début du Tp8 juste à la rupture de pente, deux autres convexités de ce type (cv-10, 93,1 m<sup>2</sup> soit 10,9 m de diamètre et cv-11, 42,8 m<sup>2</sup> soit 7,4 m de diamètre) sont formées respectivement par *Couepia guianensis* (DBH = 70,4 cm, H= 38,4 m) et *Simarouba amara* (DBH=67,2 cm ; H= 36,7 m). Les superficies estimées des couronnes de ces arbres émergents semblent de petite taille comparativement à leur hauteur. Cependant en reprenant les projections de couronne, dessinées par Oldeman (1974a) en diverses forêts de Guyane française, il semble en effet que la superficie des plus grandes couronnes soit de cet ordre de grandeur en dehors d'un *Terminalia amazonia* culminant à 55 m dans la forêt du plateau de la Douane, proche de Saül, dont la couronne est voisine de 300 m<sup>2</sup> (cf. Oldeman, 1974a p 78-79). Cette espèce est fréquente aux Nouragues et à Saül, mais rare sur la Piste de St-Elie (Prévost, comm. pers.) et absente des récoltes de Petit Saut (Birnbaum, 1996). Pour les plus grands émergents de la parcelle 5B-10B, un rapport de 1/2 semble se dégager entre l'aire de la couronne (en m<sup>2</sup>) et le diamètre<sup>3</sup> du tronc (en cm). Cette relation, utilisée par les exploitants forestiers (Dawkins, 1964), se rapprocherait alors des travaux connus sous le nom de "pipe theory" (Shinozaki et al., 1964a, 1964b) portant sur la relation entre la superficie du feuillage et la conduction de la sève dans le tronc. Dans cette théorie, la somme des feuilles à un certain niveau horizontal est proportionnel à la somme des aires des sections des tiges, troncs et branches du niveau considéré. La superficie des couronnes des arbres de la forêt guyanaise aurait une superficie restreinte en raison du diamètre de leur tronc généralement plus fin que les arbres des forêts asiatiques et africaines. Une même analyse, effectuée dans une forêt de Dipterocarpaceae, en Asie du Sud Est, aboutirait à un schéma probablement différent, tant par la rupture verticale que provoque la couronne des grands *Shorea sp. pl.*, *Dipterocarpus*

---

<sup>3</sup> (cv-01 = *Eperua falcata*, DBH=48,7 cm et Aire = 97 m<sup>2</sup> ; cv-02 = *Goupia glabra*, DBH=67 cm et Aire = 132 m<sup>2</sup> ; cv-05 = *Sterculia pruriens*, DBH = 72 cm et Aire = 162,3 m<sup>2</sup>)

*sp. pl.* ou *Hopea sp. pl.* qui émergent de près de 20 m de la canopée, que par leur superficie planaire, estimée à plus de 400 m<sup>2</sup> sur les profils effectués par Laumonier (1991) à Sumatra.

- Les convexités peuvent contenir un groupement de couronnes, et leur forme est alors moins circulaire. On observe ce type d'émergence dans le toptype Tp1 à la limite avec le bas-fond Tp2. Il est composé d'un ensemble de Caesalpiniaceae (cv-03) de DBH supérieur à 50 cm (*Eperua falcata*, *Swartzia polyphylla*, *Dicorynia guianensis*, *Vouacapoua americana*) sur une superficie planaire de 206 m<sup>2</sup> et une hauteur maximale de 47 m. Cet ensemble de grands arbres est très remarquable tant son alignement perpendiculaire à la parcelle semble former une frontière avec le bas-fond. Deux autres unités composites (cv-07, 140,5 m<sup>2</sup> et cv-08, 297 m<sup>2</sup>) sont longitudinales et perpendiculaires à l'axe de la parcelle et se dessinent au sommet de la pente Tp3. La première contient un *Micropholis obscura* (DBH=76 cm, H=42 m) et le plus grand *Byrsonima laevigata* (DBH=44,6 cm, H= 36 m) de la parcelle de 10 ha. La seconde est composée d'un *Inga paraensis* (DBH= 60,5 cm ; H= 34,5 m), un *Micropholis obscura* (DBH=95 cm ; H= 45,4 m) et du plus gros *Schefflera decaphylla* (DBH=63,7 cm, 36,4 m) de la parcelle. Enfin, à l'autre extrémité, en rupture de pente de la crête Tp8, une convexité composite (cv-12) contient le plus grand arbre, *Ruizterania albiflora* (DBH =111,5 ; H=53,27 m) qui émerge d'une canopée supérieure à 35 m, un *Vouacapoua americana* (DBH= 63 cm, H=38,8 m) et un *Pouteria egregia* (DBH=59 cm ; H=36,5 m)

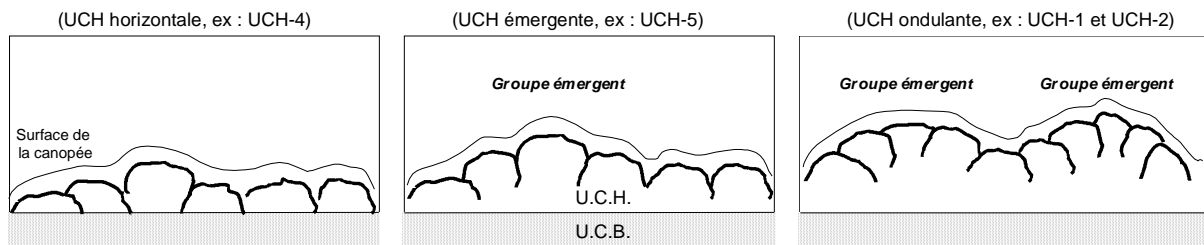
Finalement, les plus grands arbres sont regroupés sur la première moitié de la parcelle. Les émergents disjoints de la canopée qui forment des convexités très circulaires se situent à proximité les uns des autres. Les convexités élémentaires se joignent aux convexités composites sur une superficie plus large appartenant exclusivement aux UCH pour former des groupes émergents :

- ⇒ *Eperua grandiflora* situé au début du Tp1 (cv-01) est inclus dans un groupe émergent débordant de la parcelle et comprenant, entre autres, un *Qualea rosea* (DBH=58,9 cm), un *Virola michelii* (DBH = 48,7 cm) et un *Sterculia pruriens* (DBH=48,7 cm).
- ⇒ *Goupia glabra* du Tp1 (cv-02) s'intègre au complexe de Caesalpiniaceae (cv-03) dans un groupe émergent supérieur à 40 m.
- ⇒ *Dicorynia guianensis* du Tp3 (cv-04) est émergent d'un groupe contenant un *Eperua grandiflora* (DBH = 48,1 cm) et un *E. falcata* (DBH=60,5 cm) en limites de la parcelle.
- ⇒ Le grand *Sterculia pruriens* du Tp3 (cv-05) forme un groupe émergent qui contient *Ormosia melanocarpa* (cv-06), trois *Eperua grandiflora* (DBH= 47,8 ; 53,8 et 57,6 cm) et un *Eperua falcata* (DBH=63,7 cm).

Il est difficile de définir les superficies de ces groupes émergents puisqu'ils débordent largement des limites en X, de la parcelle. Cependant, une estimation, basée sur la longueur des deux plus grands groupes (cv-02-03 et cv-05-06), de l'ordre de 40-70 m, permet de calculer, par le carré de cette longueur, une superficie approximative de 1500 à

5000 m<sup>2</sup>. Sur la deuxième moitié, les émergents ont une hauteur inférieure à 40m et parallèlement ils sont beaucoup plus isolés, à l'image du *Brosimum acutifolium* situé au début de la dépression Tp6 et émergent de quelques mètres d'une canopée horizontale. A la fin de la parcelle, c'est-à-dire dans le voisinage du plus grand arbre, on retrouve un relief plus accidenté et une concentration accrue d'arbres émergents. Une relation s'établit alors entre la hauteur des arbres et leur agrégation en groupes émergents. Plus les arbres sont hauts plus leur concentration est élevée.

Remarquons enfin que les groupes émergents sont réunis en cinq UCH ayant des longueurs en Y assez comparables (0-80m ; 100-180m ; 190-250m ; 350-400m et 440-500m). Chaque unité de canopée est composée d'arbres supérieurs à 30 m qui forment des groupes émergents centrés autour d'une ou de plusieurs convexités élémentaires ou composites. Les cinq unités se distinguent les unes des autres par la nature de leur relief et surtout par la relation précitée entre la hauteur des arbres et leur regroupement. Ainsi, un schéma progressif de l'organisation de la canopée (Figure 37) peut être établi depuis les UCH horizontales du plan moyen de la canopée (UCH-4) jusqu'aux unités très ondulantes organisées en groupes émergents juxtaposés (UCH-1 et UCH-2). L'élévation de hauteur d'une UCH s'accompagne d'un plissement de sa surface et on retrouve la même relation hauteur-ondulation qui nous permettrait de distinguer une forêt secondaire d'une forêt primaire (cf. § III.A.1.b).



**Figure 37 : Etirement et plissement de la surface de la canopée dans les UCH**

## 2. Les concavités de la canopée

Les concavités de la canopée n'apparaissent que dans les UCB, elles forment la partie négative vis-à-vis du plan moyen (Figure 38). Avec un intervalle de 5 m entre les courbes de niveau, les concavités délimitent les grandes trouées dans le plan moyen de la canopée, c'est-à-dire les chablis récents ou anciens, simples ou multiples et la trace laissée par les arbres morts sur pied. Dans chaque événement topographique, des informations contextuelles ont été notées afin de déceler leur origine. L'origine des anciennes trouées est détectée par plusieurs indicateurs. Quelques espèces héliophiles pionnières (*Cecropia sp. pl.* ; *Pourouma sp. pl.*, *Jacaranda copaia* ...) ou la présence de nombreuses lianes (Caballé, comm. pers.) témoignent d'une ancienne ouverture de la canopée ayant provoqué une augmentation significative de l'éclairement incident direct. Par ailleurs, les troncs couchés au sol et les buttes de déracinement marquent le lieu d'un chablis tandis que les fragments de troncs, lorsqu'ils ne sont pas alignés attestent plutôt d'une mort sur pied sans arrachage. La mort sur pied intervient quel que soit l'âge de l'arbre, dans la canopée comme dans tout le volume arborescent. En forêt guyanaise, Durrieu de Madron (1993) estime qu'un arbre sur deux meurt en restant sur pied.

- Les chablis récents se distinguent par une profonde trouée qui forme l'épicentre de la perturbation à une hauteur inférieure aux limites du télémètre. Sur la parcelle 5B-10B deux chablis importants ont déjà été mentionnés dans la description des topotypes (cf. § II.A.2.a), ils se trouvent en Tp3 (cc-02) et Tp4 (cc-07). Leur superficie au sol, estimée comme la superficie plane de l'épicentre, représente 99,45 m<sup>2</sup> c'est-à-dire près de 1 % de la parcelle. Cette superficie est en accord avec les résultats de Van der Meer (1995) qui obtient, sur 12 ha de forêt aux Nouragues, 1,13 % de la canopée ayant une hauteur inférieure à 2 m pour une ouverture minimale de 4 m<sup>2</sup>. Cependant, l'impact des chablis s'étend en périphérie de l'épicentre et la superficie plane de toute la perturbation, c'est-à-dire de la concavité, augmente considérablement leur représentativité (cc-02 = 382,4 m<sup>2</sup>, soit 3,8 % et cc-07 = 289,9 m<sup>2</sup>, soit 2,9 % de la superficie de la parcelle).

- Des chablis en cours de cicatrisation, cc-08, cc-09 et cc-10. Pour le premier, la canopée est fermée (à une hauteur de 15 m sur une superficie plane de 100 m<sup>2</sup>), par plusieurs espèces héliophiles, *Jacaranda copaia*, *Pourouma sp.*, *Schefflera decaphylla*, en mélange avec des jeunes arbres caractéristiques de la voûte de la forêt primaire, *Lecythis persistens* subsp. *persistens*, *Eschweilera micrantha*, *Licania alba* ou des arbres inféodés au sous-bois, *Unonopsis rufescens*, *Guatteria guianensis*, *Eugenia cupulata*... Le sous-bois est sombre, il comporte beaucoup de petits arbres de DBH < 2 cm et quelques plus gros traumatisés à l'exemple d'un *Guatteria guianensis*, de 10,2 cm de DBH qui est courbé dans l'axe de la parcelle entre 310 et 320 m ou de la cime d'un *Inga lomatophylla* de 18,9 m tranchée en deux dans le sens de la hauteur. Le second chablis refermé (cc-09) est situé juste au début de Tp6, à la fin de la dépression et au début de la pente. L'ouverture de la canopée est maximale en bordure de la parcelle et la quantité de lumière qui en résulte favorise la croissance de nombreuses espèces forestières : *Eschweilera coriacea*, *E. pedicellata*, *Lecythis persistens* subsp. *persistens*, *Dendrobangia boliviana* ou plus

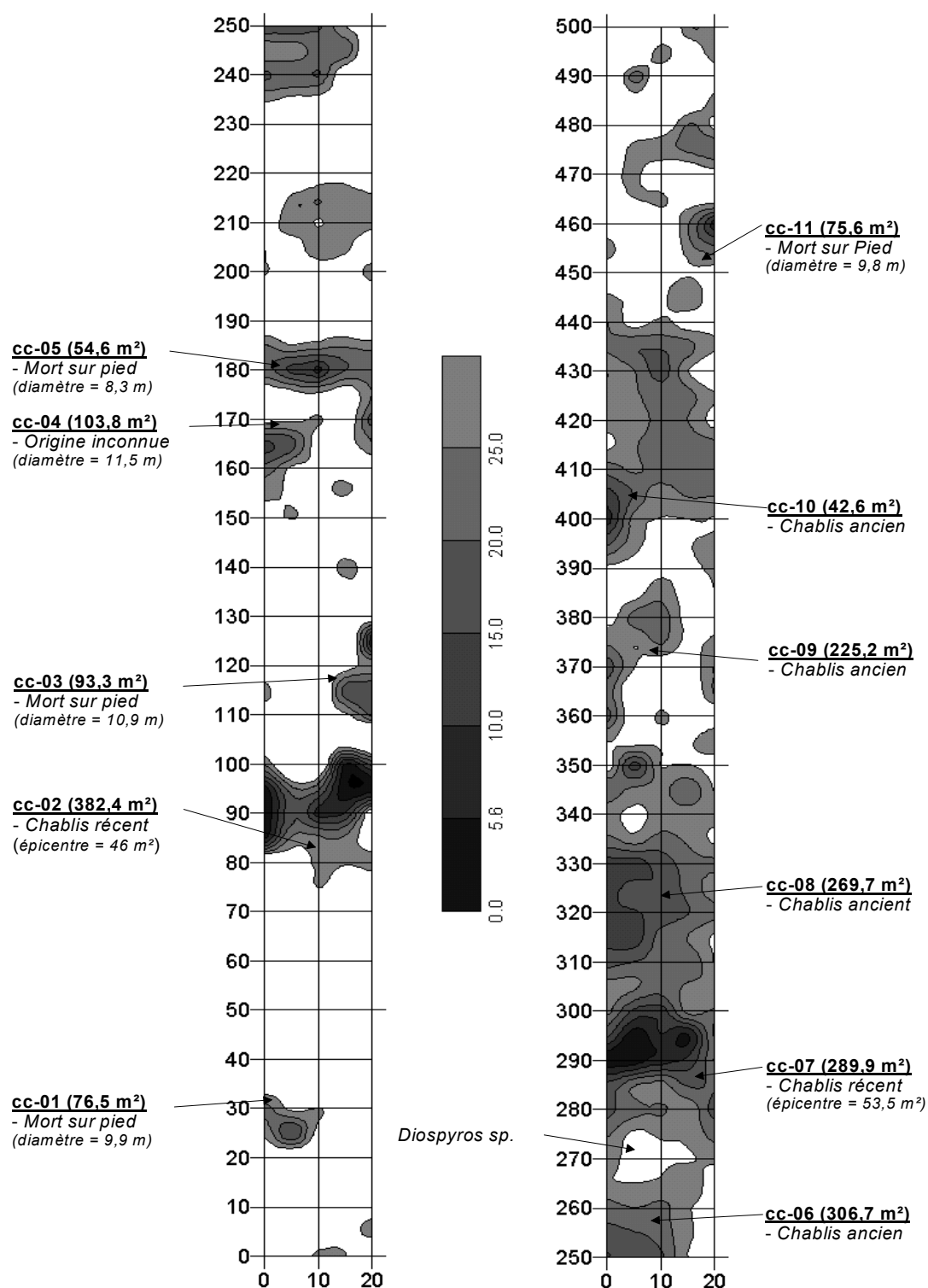
héliophiles : *Inga* sp., *Schefflera decaphylla*... Plusieurs arbres traumatisés (*Anaxagorea dolichocarpa*, *Protium* sp., *Bonaifousia undulata*, *Eugenia coffeifolia*, *Moronobea coccinea*) attestent de la perturbation infligée par le tronc encore couché en biais dans le sens de la concavité. Le troisième ancien chablis (cc-10) est situé au début de la pente Tp7. Les troncs au sol, la présence d'au moins un *Pourouma* sp. et d'un *Miconia tschudyoides* et la quantité importante de jeunes arbres témoignent d'une ancienne ouverture de la canopée. Un dernier chablis de ce type (cc-06) présente les mêmes symptômes que le précédent. Un tronc couché et une densité importante d'arbres de DBH  $\geq 2$  cm attestent d'une ancienne éclaircie. Le sous-bois est dominé par *Rinorea amapensis* comme dans tout le secteur. Les trois plus gros arbres ont un diamètre de 19,4 cm pour *Licania canescens*; 19,1 cm pour *Drypetes variabilis* et 16,6 cm pour *Lecythis holcogyne*.

- La mort sur pied intervient par une dislocation des axes de la couronne, depuis les dernières ramifications (pousses feuillues) jusqu'aux branches maîtresses tandis que la base du tronc, sur quelques mètres, reste généralement enracinée au sol. Lors de leur chute, les grosses branches élaguées (branches maîtresses) et les morceaux du tronc créent un volis dans la canopée qui s'étend dans la structure verticale sous-jacente. En effet, la chute d'une branche provoque une perturbation relative à son poids initial (une branche qui chute de 30 m atteint le sol à une vitesse de 24,5 m/s en considérant négligeable les frottements dans l'air. A titre de comparaison, l'énergie cinétique<sup>4</sup>, émise au sol par la chute d'une branche pesant 1 tonne, soit  $\cong 294300$  Joules, est sensiblement équivalente à celle produit par le choc d'une voiture lancée à 90 km/h contre un mur). Le volume libéré par la mort sur pied dépend plus des perturbations que provoquent la dislocation de l'arbre sur la végétation sous-jacente que du biovolume libéré par sa couronne. La série successive de volis laisse, dans le volume arborescent, un cylindre vide ouvert au sommet et qui s'étend parfois de la canopée jusqu'au sol. La forme et le diamètre de la concavité sont définis par la couronne de l'arbre mort. Cette mort sans arrachage se rencontre dans la première moitié de la parcelle (cc-01, 76,5 m<sup>2</sup>, Diamètre estimé 9,9 m ; cc-03, 93,3 m<sup>2</sup>, D=10,9 m; cc-05, 54,6 m<sup>2</sup> ; D=8,3 m) et à l'autre extrémité, dans le topotype Tp8 (cc-11, 75,7 m<sup>2</sup>, D=9,8 m).

- D'une origine inconnue, sans qu'il n'y ait de traces visibles d'une ancienne perturbation ni au sol ni dans la composition floristique (cc-04). La taille et la forme sont cohérentes avec celles d'un arbre ayant disparu et les seules évidences, sur le terrain, sont l'absence d'individus de DBH  $\leq 2$  cm au centre et au contraire, une forte densité à la périphérie de la trouée. Le sous-bois est plutôt dense, c'est le début de la deuxième sous unité du Tp3 et du secteur à *Rinorea amapensis*. C'est également un secteur envahi par les grands palmiers du sous-bois (*Astrocaryum sciophilum* et *Jessenia bataua* au stade juvénile).

---

<sup>4</sup> La variation d'énergie d'un système en mouvement est nulle. La vitesse est indépendante de la masse et l'énergie potentielle ( $mgh$ ) = l'énergie cinétique ( $1/2 * m * V^2$ ) en considérant, la gravitation terrestre,  $g=9,81$  m.s<sup>-2</sup>.



**Figure 38 : Les concavités dans les Unités de Canopée Basse (U.C.B.)**

Les concavités sont formées par des chablis simples ou multiples, récents ou anciens ou par la mort sur pied des arbres. (Remarque : La superficie de l'unité est définie par la courbe de niveau dans laquelle pointe la flèche).

- En résumé, les concavités situées entre 240 et 440 m (cc-06, cc-07, cc-08, cc-09 et cc-10) ont toutes comme origine la création d'un chablis. Dans cette portion de la parcelle, les UCB dominent et sont constituées d'une suite de chablis récents ou anciens. Les concavités cc-07 et cc-08 forment un groupe de chablis qui n'est dissocié du chablis cc-06 que par un arbre isolé (*Diospyros sp.*, DBH=58,3 cm, H=36,5 m). Entre 390 et 440 m, les troncs couchés au sol se succèdent jusqu'au chablis cc-10 qui s'inscrit en bordure de ce secteur où la canopée est basse et concave. L'ensemble de cette UCB représente un regroupement de chablis d'âge différents. En dehors de ces deux groupes, les autres perturbations de la canopée sont plus ponctuelles, elles fractionnent les UCH en unités de même taille (cf. §. IV.A.3).

L'étude des trouées et de leur cicatrisation passe nécessairement par la délimitation de la perturbation. Pour Brokaw (1982), la trouée se délimite par la projection au sol de la fraction de la canopée inférieure à 2 m. Pour Riera (1983), le chablis est délimité par la fraction disparue de la végétation, cette limite est volumétrique et se caractérise, sur le terrain, par la projection au sol du volume disparu. Runkle (1981) relie le tronc des arbres situés en périphérie de l'ouverture, même s'ils sont traumatisés, pour circonscrire la trouée. Ces différentes méthodes sont débattues par Van der Meer (1995). L'auteur évalue comparativement les trois méthodes et conclut que : « *Brokaw's definition was considered to be the most significant for measuring gaps at the forest canopy and Runkle's definition for measuring gaps at the forest floor* ». La restriction de la trouée à l'empreinte laissée au sol, à 2 m ou à 5,56 m délimite une partie horizontale qui reçoit la lumière directe du soleil à midi et pour laquelle la cicatrisation fera intervenir principalement le potentiel séminal (sensu Alexandre, 1982) des espèces héliophiles présentes dans la banque de graines du sol (Prévost, 1983 ; de Foresta et Prévost, 1986). Cette aire porte sur l'épicentre de la concavité tandis que les bordures traduisent l'intensité de la perturbation sur la végétation périphérique. Plus la bordure est verticale moins l'ouverture de la canopée est étendue. L'épicentre couvre toute la concavité et représente la trouée laissée par la disparition d'un arbre mort sur pied. Au contraire, dans sa chute, l'arbre entraîne ses voisins et provoque une série de traumatismes qui se propagent, comme une onde, depuis l'épicentre vers la périphérie. La perturbation est inscrite dans l'empreinte laissée sur la surface de la canopée. Elle se délimite par le volume de la végétation disparue et la définition de Riera (1983) semble la plus adéquate. Quant à la représentation de ce volume en deux dimensions, la délimitation d'une hauteur minimale (le sol, 2 m ou 5,56 m) selon la méthode de Brokaw donne une estimation de la superficie de l'épicentre tandis que celle de Runkle délimite l'amplitude de la propagation. En combinant ces méthodes, le volume de la perturbation peut être estimé par une courbe d'impact (Figure 39) représentant l'évolution de la superficie planaire à chaque hauteur. Pour chaque courbe de niveau séparant la limite du télémètre (5,56 m) de la courbe limite de la concavité ( $\leq 30$  m), la superficie planaire de la perturbation est notée sur un repère orthonormé. L'axe X représente la superficie planaire et l'axe Y la hauteur de la courbe de niveau. La pente de la courbe d'impact permet d'estimer la propagation de la perturbation sur la végétation



périphérique. Une fois encore, la largeur de la parcelle constitue un biais qui agit par défaut sur les superficies. Sur la courbe, les deux chablis récents (cc-02 et cc-07) se dissocient des autres concavités par l'origine de la pente située à la limite du télémètre. Avec les chablis anciens, ils représentent les perturbations qui se propagent sur une superficie supérieure à 200 m<sup>2</sup>. Au contraire les trouées provoquées par les arbres morts sur pied ont des bordures verticales qui laissent une trace cylindrique dans le volume arborescent.

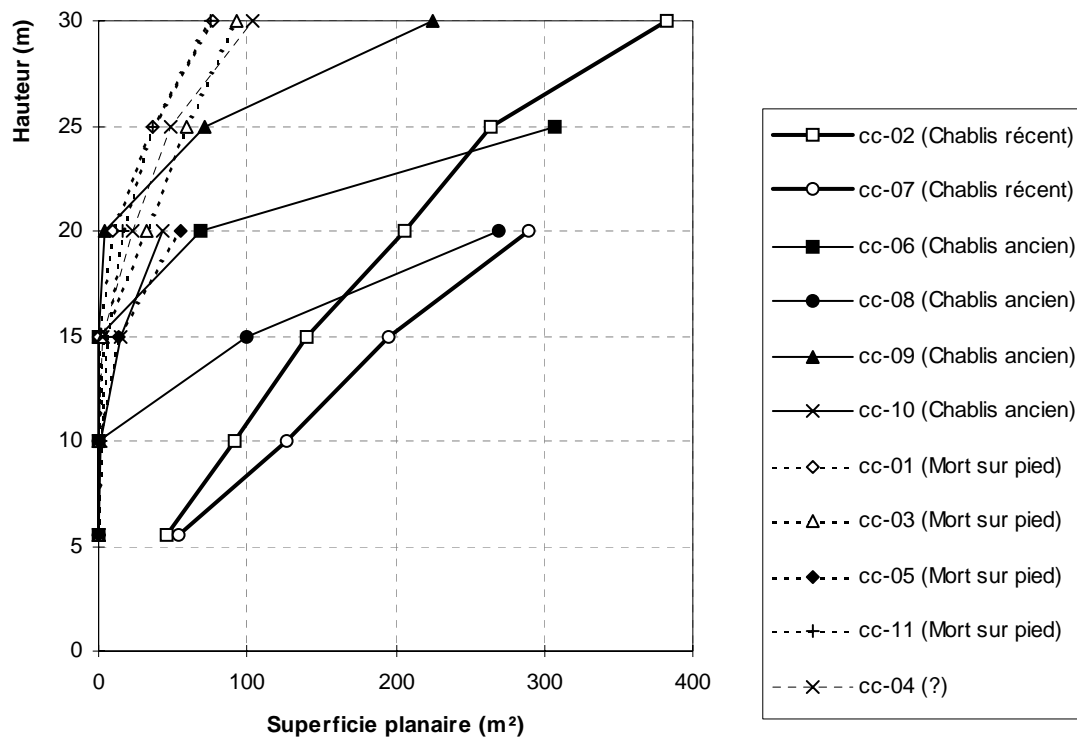
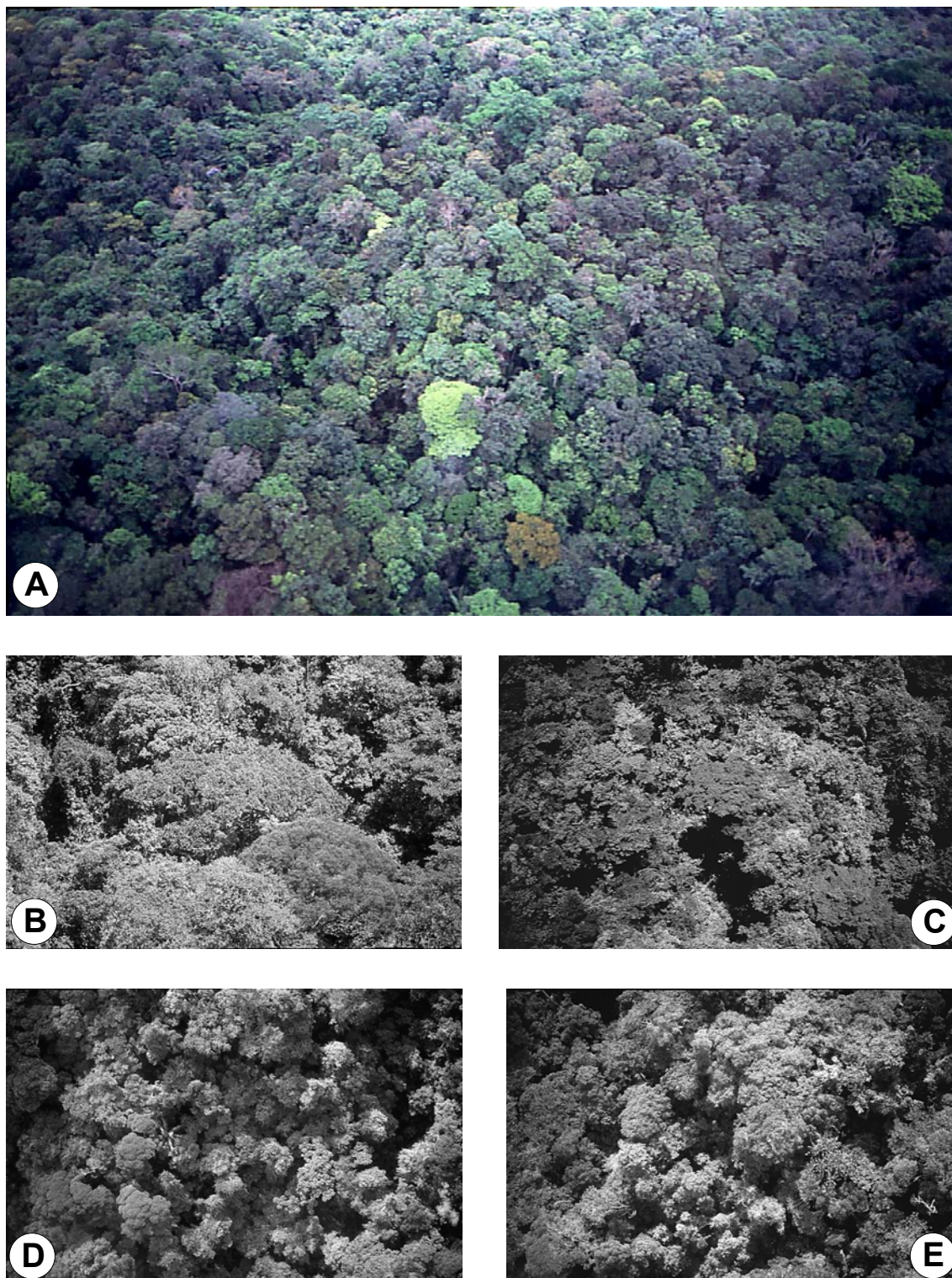


Figure 39 : Courbes d'impact des perturbations (concavités) de la canopée

### 3. Conclusion

- Sur la parcelle 5B-10B, les arbres émergents sont inclus dans des groupements émergents dominés par les familles de Légumineuses (Fabaceae, Caesalpinaceae et Mimosaceae) et les Sapotaceae. Plus les convexités sont nombreuses (ondulations élevées), plus le groupe émergent est haut. En forêt de la piste de Saint Elie, la notion d'arbre émergent ne peut pas se dissocier de celle de groupe émergent. Un arbre émerge de la canopée lorsque celle-ci dépasse la hauteur moyenne de la forêt (30 m) et devient une UCH. L'émergence est dépendante du voisinage, c'est-à-dire que les arbres sont émergents lorsqu'ils se trouvent entourés d'autres grands arbres. La forme topographique obtenue est alors comparable à l'émergence d'une chaîne de montagne. Comment peut-on expliquer la relation entre les arbres émergents et les groupes émergents ? D'après Blanc et Hallé (1990 et Blanc, en cours), les arbres situés en périphérie des groupes émergents poussent latéralement en direction de la partie la moins encombrée. Au contraire, les arbres situés au centre du groupe émergent poussent de façon homogène sur le sommet de leur couronne et par conséquent s'élèvent progressivement au-dessus de leur voisinage. Il faudrait donc concevoir la création des groupes émergents comme le résultat d'une pulsion d'élévation centrifuge produite par les interruptions entre les groupes émergents. Par ailleurs, ces interruptions interviennent régulièrement le long de la parcelle de sorte qu'il faut supposer que la taille des groupes émergents soit limité.
- A l'inverse, les chablis, tous âges confondus, se réunissent sur la parcelle 5B-10B en deux UCB principales qui s'étendent depuis la crête Tp4 jusqu'à la fin de la toposéquence Tp5-Tp6-Tp7. Par le même principe que précédemment, l'ouverture de la canopée provoquée par quelques épices déprime toute la surface des UCB vers le sol par la propagation des perturbations. La topographie rappelle une zone d'effondrement ou caldeira dans le relief terrestre.

La surface de la canopée est modelée par deux tensions principales concomitantes : (1) l'étirement vers le haut par les groupes émergents et (2) l'effondrement vers le bas par les groupes de chablis et d'un phénomène sporadique, l'effondrement cylindrique laissé par la mort sur pied des arbres. Ces événements sont illustrés par quelques photographies sur la Figure 40



**Figure 40 : Les événements topographiques de la surface de la canopée**

**A)** La surface de la canopée de la forêt de Saut Dalle (Sinnamary) et les variations topographiques. **B)** Convexité de la surface de la canopée (= groupe émergent). **C)** Concavité de la surface de la canopée (= trouée cylindrique laissée par la mort d'un arbre dans un groupe émergent). **D)** Zone d'effondrement de la surface de la canopée (= groupes de perturbations). **E)** Etirement (à droite de la photo) et effondrement de la surface de la canopée.

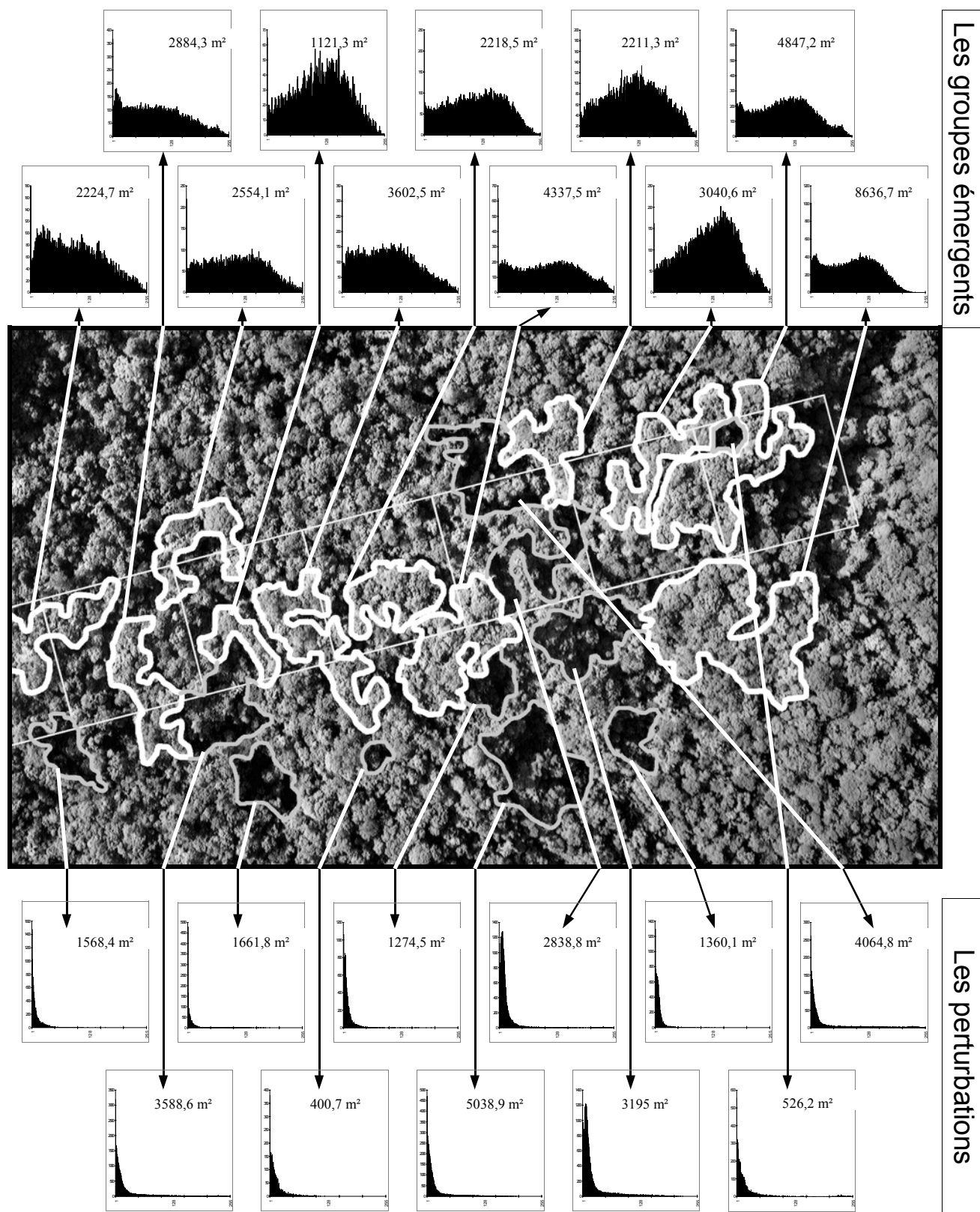
La délimitation des groupes émergents et de chablis sur la photographie aérienne n'est pas envisageable avec les informations actuelles. La superposition des mesures du télémètre sur la photographie aérienne obtenue en 1991 à l'échelle 1/5000<sup>ème</sup> se révèle imprécise en raison des déformations et de l'antériorité de l'image (cf. § III.C.3). Sans mode de repérage, il est difficile d'établir avec certitude un ajustement précis de la parcelle sur l'image. Les mesures G.P.S. (Global Positioning System) acquises en un point unique, situé sur le haut d'un arbre dans le chablis multiple du 6B, sont à la fois imprécises, seulement trois satellites ont pu être captés, et inexploitable sur une image aérienne qui ne possède pas de coordonnées géographiques. La superposition a alors été ajustée sur la parcelle de 10 ha par quelques repères visuels (un arbre mort sur pied, un émergent, *Pradosia cochlearia* dont la texture et la taille apparaissent sans équivoque sur l'image et les couronnes étoilées des palmiers arborescents, *Jessenia bataua*, *Oenocarpus bacaba* ou *Maximiliana maripa* qui constituent un repère de choix). Malheureusement durant cette étude, il n'a pas été possible d'obtenir les autorisations nécessaires pour survoler, à basse altitude, la parcelle dans le but d'établir une carte actuelle, précise et sans déformation des couronnes qui forment la canopée.

En raison de ces imprécisions, seule une partie de la parcelle de 10 ha est représentée sur la Figure 41, pour situer globalement le cadre de cette étude. Des limites sont posées visuellement en discriminant les grands arbres éclairés par le soleil rasant des trouées ou des arbres de taille inférieure qui subissent un ombrage proportionnel à la profondeur de la concavité. Plus la différence de hauteur est marquée, plus l'ombre est importante. Les groupes émergents se présentent comme des unités colorées en gris clair et délimitées en périphérie par une ombre portée. Au contraire, les groupes de perturbations compris dans les UCB sont essentiellement caractérisés par des pixels noirs, c'est-à-dire que l'ombre est maximale à l'intérieur de l'unité. Les histogrammes accolés aux groupes émergents et de chablis montrent la dispersion de la couleur des pixels de l'image. Les groupes émergents sont caractérisés par un étalement des nuances de gris depuis le noir qui caractérise les interstices entre les feuilles<sup>5</sup> jusqu'au blanc qui représente les zones les plus éclairées et saturées de la lumière. Au contraire, les histogrammes des groupes de chablis sont peu dilatés, c'est-à-dire que la couleur, peu nuancée, est dominée par le noir. Les superficies des groupes sont comparables aux estimations basées sur la longueur en Y des unités sur la parcelle 5B-10B. A l'exception de la grande unité d'une superficie supérieure à 8500 m<sup>2</sup>, les groupes émergents oscillent entre 1000 et 4500 m<sup>2</sup> et les groupes de perturbations entre 400 et 5000 m<sup>2</sup>. De plus, ces derniers sont localisés autour des hectares 6B et 8B de la parcelle de 10 ha, c'est-à-dire dans le même secteur que ceux étudiés sur la parcelle 5B-10B. Les chablis apparaissent dans une zone privilégiée de cette portion de forêt primaire qui dépasse très largement les limites en X des parcelles de 1 ou de 10 ha. Finalement, les chablis récents situés au début de la pente Tp3 (cc-02) et sur la crête Tp8 (cc-07) ne sont que les prolongements, dans le temps et dans l'espace, de ces deux grandes unités de canopée basse visibles en 1991.

---

<sup>5</sup> Le pixel mesure 8,3 cm de coté (cf. §. III.C.3)





**Figure 41 : Délimitation des groupes émergents et des perturbations sur la photographie aérienne datée de 1991 (1/5000<sup>ème</sup>)**

Les histogrammes représentent la distribution des couleurs de pixels (entre 0 = noir et 255 = blanc) dans le groupe désigné par la flèche. Les groupes émergents apparaissent en clair et l'histogramme est dilaté sur toute la gamme des niveaux de gris. Au contraire, les perturbations apparaissent en foncé et leur histogramme est réduit à quelques nuances sombres proches du niveau zéro (noir).

## B. La surface arborescente inférieure

Le Tableau 8 indique la superficie au sol de chaque classe de hauteur de la carte isométrique espacée de 5m. Près de 80 % de la surface est comprise entre la limite du télémètre et 15 m du sol.

Tableau 8 : Superficie planaire (planimétrie) des courbes de niveaux de la surface arborescente inférieure

Parcelle 5B-10B = 10000 m <sup>2</sup>										
Hauteur (m)	5,56-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40	40-45	45-50	> 50
Superficie (m <sup>2</sup> )	3942,1	4165,2	1117,2	397,1	118,8	23,3	-	-	-	-
% planaire	39,42	41,65	11,17	3,97	1,19	0,23	-	-	-	-

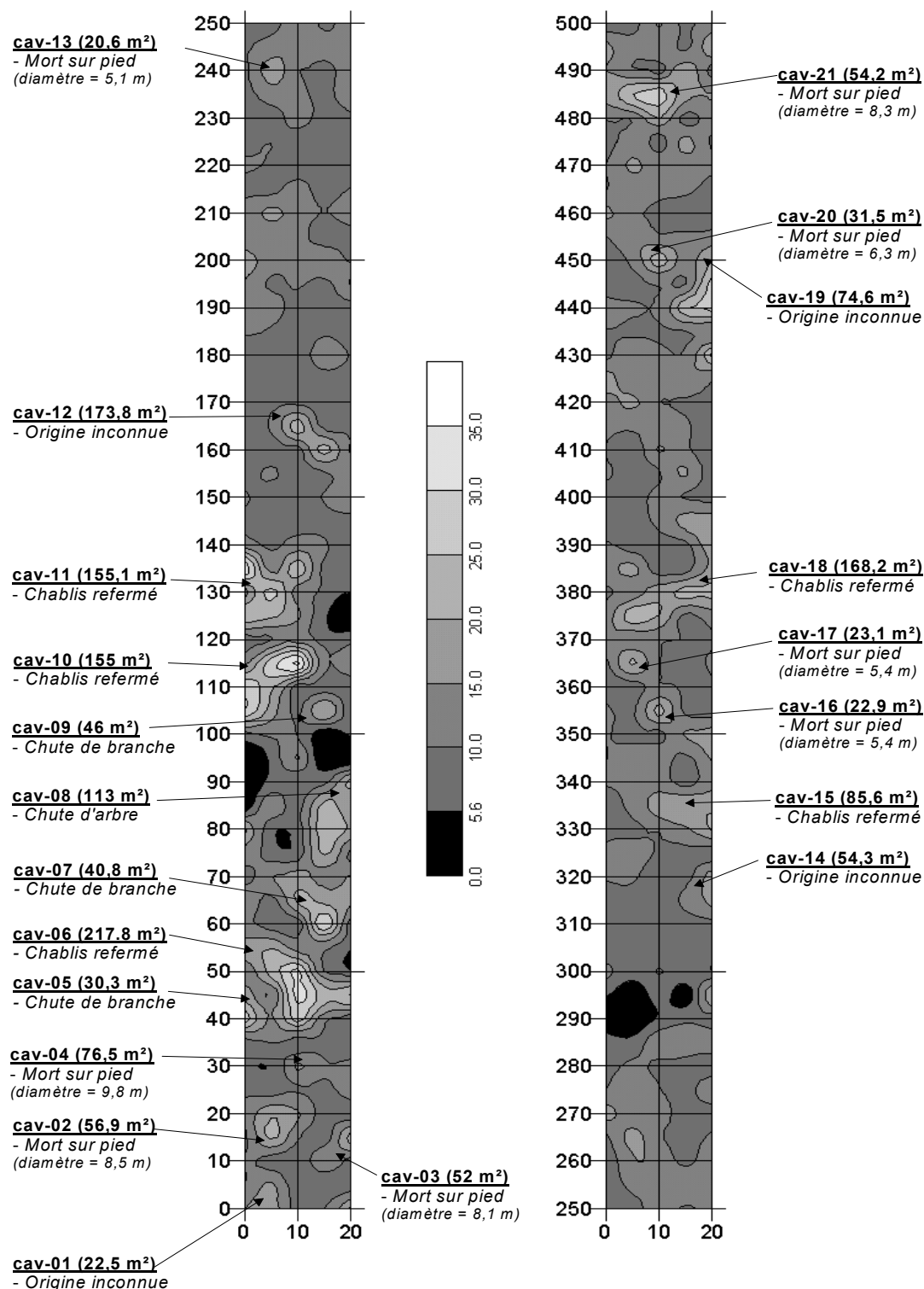
Le contexte est différent de celui de la surface de la canopée. La limite du télémètre intervient de façon plus sensible dans la signification du relief. Contrairement à la surface de la canopée qui représente une limite effective entre deux environnements (interface végétation - atmosphère), la limite minimale du volume arborescent est plus floue. Elle exclut les herbacées du sous-bois, les palmiers acaulescents, les jeunes arbres et les arbustes ou petits arbres (nombreuses Myrtaceae : *Eugenia coffeifolia*, *Eugenia patrisii*, *Myrcia decorticans*, *Myrciaria floribunda*; Apocynaceae : *Bonaifousia undulata*, *B. macrocalyx*) mais ne divise pas deux milieux différents. Sur la grille, les mesures inférieures à 5,56 m apparaissent lorsqu'il n'existe pas d'arbres (chablis) ou lorsque les arbres les plus hauts ont le bas de leur couronne sous la limite du télémètre. La superficie de cette surface non informée représente 2,4 % de la parcelle. En dehors de ces quelques points, cette limite constitue une ligne horizontale comme un zéro arbitraire dans la hauteur de la forêt. Une mesure de 10 m permet d'affirmer que le bas de la première couronne se trouve à une hauteur de  $10 - 5,56 = 4,44$  m du zéro arbitraire mais elle n'exprime pas l'encombrement effectif sous cette limite. Le relief de cette surface représente les variations d'un sous-bois dans lequel les arbres ayant le bas de leur couronne à une hauteur inférieure à 5,56 m seraient éliminés.

Les travaux récents de Gonzalez (1996), qui a mesuré la hauteur de plus de 11000 individus aux Nouragues, montrent que peu d'espèces et d'individus de la strate herbacée et arbustive du sous-bois dépassent 1,5 m de haut. Il y aurait donc à ce niveau une limite écologique marquée par un espace inoccupé. Cette limite détermine-t-elle le début du volume arborescent ? Le volume arborescent au sens stricte se définirait, dans ce cas, comme le volume forestier ne comportant pas les ensembles herbacée et arbustif du sous-bois.

## **1. Les cavités du volume arborescent**

A cette échelle, la carte isométrique ne montre pas de concavités dans la surface arborescente inférieure (Figure 42). Seuls les chablis récents provoquent une trouée franche dans le relief. Leur superficie planaire, estimée comme la fraction inférieure au zéro télémétrique représente 236,3 m<sup>2</sup> soit 2,4 % de la parcelle. La superficie des deux chablis récents est plus importante (cc-02=98,14 m<sup>2</sup> contre 45,96 m<sup>2</sup> en canopée, soit + 113% et cc-07=100,25 m<sup>2</sup> contre 53,49 m<sup>2</sup> en canopée, soit + 87 %). Cette augmentation s'explique par les arbres situés en marge du chablis dont le bas de la couronne, à une hauteur inférieure au zéro télémétrique, participe à l'aire de l'épicentre dans la surface inférieure tandis que leur sommet, situé au-dessus de cette limite, n'est pas inclus dans l'épicentre des concavités de la canopée. Par ailleurs, la trouée cc-03 laissée par la mort sur pied d'un arbre dans la canopée du Tp3 se traduit par un épicentre inférieur au zéro du télémètre sur une superficie planaire de 29,5 m<sup>2</sup>. La perturbation a une forme cylindrique qui s'étend jusqu'aux limites optiques. En dehors de ces trouées héritées des perturbations de la canopée, le relief de la surface arborescente inférieure est marquée par une série de convexités regroupés dans quelques toposéquences Tp1-Tp3, Tp5-Tp6 et Tp8. Elles ont des origines différentes mais dans tous les cas, elles ne sont pas directement perceptibles dans le modelé de la canopée de sorte qu'elles forment, avec le sol, des cavités dans le volume arborescent (cf. Figure 35).

- Les chutes d'arbres dans le volume arborescent délimitent une cavité longitudinale. On note :
  - (1) les cavités (cav-06, 218 m<sup>2</sup> ; cav-10, 155 m<sup>2</sup> et cav-11, 155,1 m<sup>2</sup>) qui résultent de la création d'un chablis (concavité de la canopée) puis de sa fermeture par l'expansion des couronnes des arbres périphériques lorsque la trouée, en canopée, est de taille modeste (Denslow, 1987 ; Van der Meer, 1995). Sur le terrain, les traces de l'arbre tombé sont encore visibles et la canopée est imprimée d'une tranchée plus lumineuse délimitant l'ancienne ouverture (Figure 43a). Dans le Tp5, une autre cavité (cav-15, 85,6 m<sup>2</sup>) est caractérisée par une forte densité de lianes et une forme longitudinale qui atteste d'un ancien chablis malgré l'absence réelle de trace au sol. Enfin, dans la dépression Tp6, la cavité longitudinale (cav-18) est en fait le prolongement sous la canopée du chablis situé à proximité (cc-09). Le tronc couché encore visible est dans la direction de cette cavité.
  - (2) les cavités créées par la chute d'un ou plusieurs arbres plus petits que la hauteur de la canopée (cav-08, 113 m<sup>2</sup>). Dans sa chute, l'arbre crée une cavité longitudinale sans affecter la surface de la canopée. Ce type de perturbation survient en périphérie du chablis récent (cc-02) et la propagation de sa perturbation pourrait être encore mise en cause dans la chute de ces arbres dans le volume arborescent.



**Figure 42 : Les événements topographiques de la surface arborescente inférieure**  
 Les cavités sont formées par des chablis refermés, la chute d'arbres et de branches ou la mort des arbres sur pied à l'intérieur du volume arborescent. Dans tous les cas, la surface de la canopée n'est pas imprimée par la perturbation. (*Remarque : La superficie des unités est définie par la courbe de niveau dans laquelle pointe la flèche.*)



- L'impact d'une chute de branche, d'une partie de la couronne ou de l'arbre entier ponctuent le volume arborescent d'une cavité cylindrique (Figure 43 b-g).

La chute des branches crée une cavité ayant la forme d'un cylindre fermé généralement au sommet par le bas de la couronne de l'arbre amputé. L'abscission de la branche intervient avec la croissance et l'âge physiologique de la branche (Van Der Pijl, 1953 ; Addicott, 1978). Si l'élagage est naturel, la branche se disloque selon le processus décrit lors de la mort sur pied des arbres de la canopée. Parfois cette abscission est provoquée par un insecte xylophage sur une branche saine. Parmi eux, les longicornes sont les plus fréquents. Pour la ponte, les femelles amorcent leur galerie à la base des branches en créant une rognure circulaire responsable de l'abscission de la branche. En Guyane, leur rôle dans la chute des branches est certainement prépondérant, on rencontre en effet des espèces de longicornes sur toutes les familles d'arbres aussi bien dans le sous-bois que dans la canopée (Tavakilian, comm. pers.). Si la branche est feuillée ou très ramifiée, les frottements dans l'air deviennent considérables et dans sa chute, elle s'oriente à la verticale portée à quelques mètres du tronc par le feuillage, qui joue dans l'air le rôle d'un parachute. Dans le Tp1, un des émergents de la parcelle, *Goupia glabra*, a provoqué ce type de perturbation qui laisse une cavité cylindrique (cav-05, 28,4 m<sup>2</sup>) en périphérie de la parcelle dont le sommet se situe à 32 m. La surface maillée de cette cavité est réalisée sur une grille de 1 m d'intervalle. A cette résolution, la perturbation adopte une forme étoilée qui se transmet abruptement dans la structure verticale (Figure 44a-b). On distingue alors un impact minimum à proximité du tronc du *G. glabra* dans un rayon de 1 à 2 m. Cette zone protégée a déjà été signalée par Pascal (1995) comme un site privilégié pour le développement des jeunes arbres et pour l'apparition du phénomène de substitution par lequel ces jeunes individus prendront la place, en canopée, de l'arbre qui les protège. Au cours de la fragmentation de la couronne qui mène à la mort sur pied, le jeune arbre situé dans ce secteur soit moins soumis au risque de perturbation. Les chances qu'il atteigne la canopée seront alors d'autant plus élevées que la perturbation affectera tous les arbres situés en périphérie et lui laissera un espace suffisant pour son expansion. Un autre cavité de ce type (cav-07, 40,8 m<sup>2</sup>) provient d'une branche du grand *Pouteria egregia*, situé à la limite de la parcelle mais néanmoins inclus dans la convexité cv-03 constituée de *Caesalpinaceae*. La perturbation est récente. La branche encore ramifiée a éliminé l'intégralité des jeunes arbres et laisse dans le volume arborescent un cylindre vide (Figure 44c-d). Deux autres cavités cylindriques se trouvent dans le Tp1 (cav-03, 52 m<sup>2</sup>) et dans le Tp3 (cav-09, 46 m<sup>2</sup>). La mort sur pied des arbres du volume arborescent aboutit à des cavités semblables qui proviennent de la libération du biovolume occupé par la couronne et de la perturbation liée à la dislocation des branches. Elle est très fréquente dans le Tp1 (cav-04), le Tp3 (cav-13), dans le Tp5 (cav-16, 22,9 m<sup>2</sup> et cav-17, 23,1 m<sup>2</sup>) et dans le Tp8 (cav-20, 31,5 m<sup>2</sup> et cav-21, 54,2 m<sup>2</sup>). Un cas particulier, situé dans le Tp1 (cav-02, 56,9 m<sup>2</sup>) est attribué à la mort sur pied malgré l'absence de branche ou tronc au sol. Au pied de cette cavité, un "cône

racinaire<sup>6</sup> rémanent, mesurant près de 1 m de diamètre, caractérise la place d'un grand palmier arborescent disparu. La cavité actuelle correspond au volume occupé jadis par le palmier. Estimé à partir de l'équation de la superficie d'un cercle, le diamètre de la cavité (8,5 m) correspond bien au diamètre moyen de la couronne de ces palmiers arborescents.

Par ailleurs, il arrive de rencontrer en sous-bois des petits groupes d'arbres malades comportant deux à cinq individus, sur une superficie trop faible (moins de quelques mètres carrés) pour laisser une empreinte dans la surface topographique inférieure. Les feuilles marcescentes tombent au sol avec les rameaux les plus fins. Après la disparition de ces dernières pousses, l'arbre se met à pourrir sur pied dans toutes ses parties et se disloque sans ordre hiérarchique. En sous-bois, ces arbres déjà malades sont attaqués par les termites et disparaissent sans provoquer de perturbations. Deux groupements de ce type ont été observés sur la parcelle et à proximité. Le premier comporte un *Sagotia racemosa* de 11,1 cm de DBH et deux *Rinorea amapensis* respectivement de 2 et 3,5 cm de DBH et se situe en dehors des limites de la parcelle (Figure 43f). En un an (juillet 95 - juillet 96), ce groupement est passé du stade durant lequel il reste quelques feuilles encore chlorophylliennes sur le *S. racemosa* au stade final ou le bois, miné de galeries de termites, se décompose sur pied. L'autre groupe est constitué, à la fin du Tp3, autour d'un *Tovomita sp.* de 8 cm de DBH, d'un *Guatteria guianensis* et d'un *Inga sp.* tous deux mesurant 3,5 cm de DBH. Ce type de libération n'affecte pas la végétation périphérique parce que la dislocation de l'arbre intervient après son pourrissement. Le volume libéré dans ce cas se limite au biovolume des arbres disparus.

- Enfin, les cavités sans traces visibles de perturbations. Dans certains cas, la position des arbres de DBH > 2 cm délimite, sur le plan, la forme de la cavité (cav-01 et cav-14). Les arbres, de diamètres très divers, sont disposés autour de la cavité en un cordon continu. Il est difficile de savoir si cette configuration particulière provient de la libération d'un biovolume au centre ou si la configuration des arbres est elle-même responsable de la cavité. Dans d'autres cas, aucun indice visible n'est perceptible comme dans le Tp3 (cav-12) ou le Tp7 (cav-19).

---

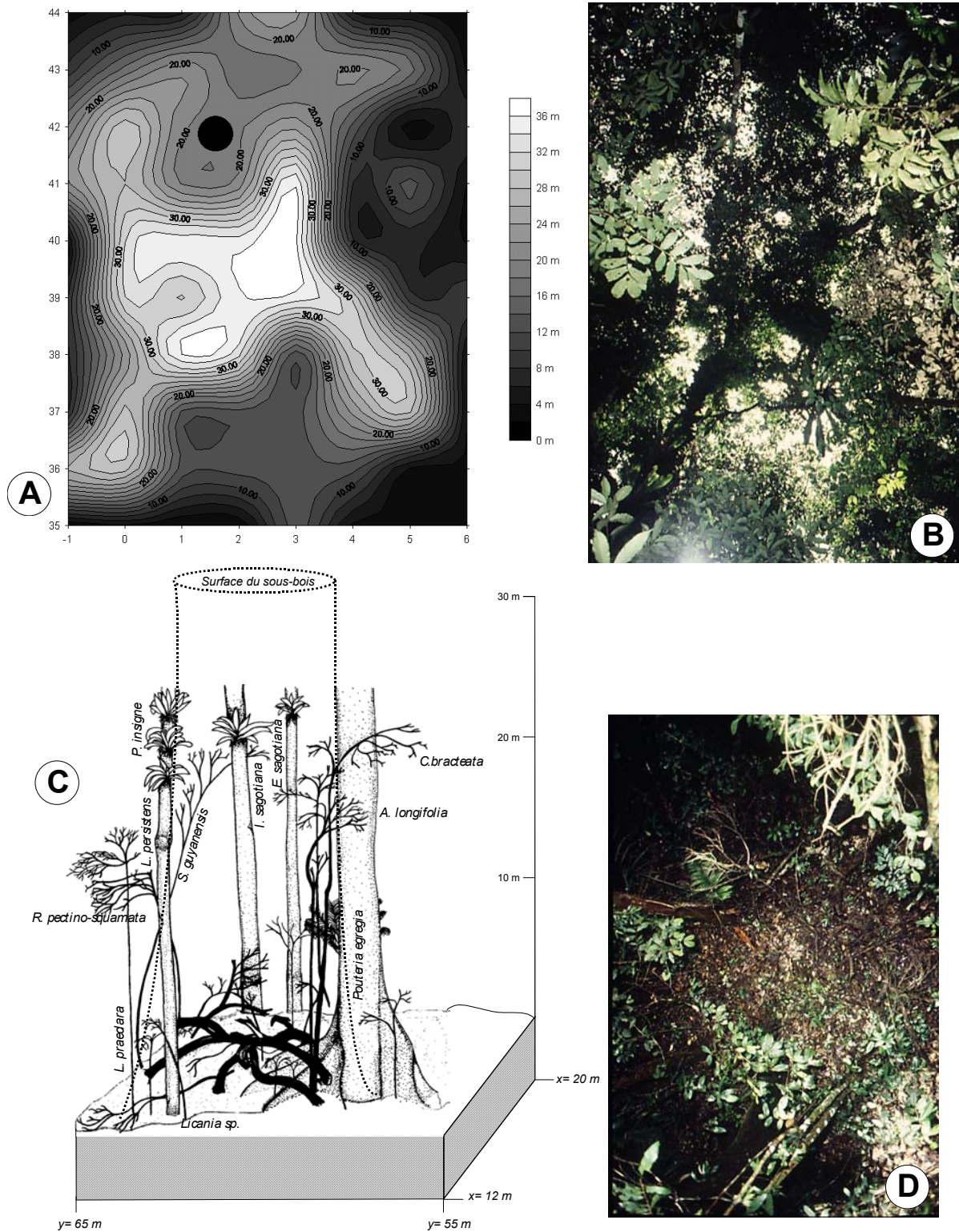
<sup>6</sup> Le terme "Cône racinaire" est utilisé en référence aux expressions anglo-saxonnes, "root boss" (Uhl & Dransfield, 1987) ou "root mat" (Tomlinson, 1990).



**Figure 43 : Les cavités de la surface arborescente inférieure**

**A)** Cavité longitudinale après la fermeture d'un chablis. **B)** Trouée cylindrique à travers le volume arborescent. **C)** Dislocation d'un arbre mort sur pied générant une série de volis au même endroit. **D)** Cavité cylindrique laissée par la chute d'une branche maîtresse. **E)** Arbre mort sur pied **F)** Groupe d'arbres morts sur pied (au centre *Sagotia racemosa*). **G)** Cavité cylindrique entretenue par la chute des branches maîtresses d'un émergent.





**Figure 44 : Les cavités cylindriques provenant de la chute d'une branche**

**A)** La cavité (cav-05) provient de la chute d'une branche du *Goupia glabra* émergent (cv-02). L'épicentre de la perturbation affecte le volume arborescent à quelques mètres du tronc (représenté par un rond noir) sur plus de 30 m de hauteur. **B)** Toit de la cavité vue du dessous. **C-D)** la chute d'une branche du *Pouteria egregia* inclus dans le groupe émergent cv-03, crée un volume vide verticale qui laisse une empreinte cylindrique dans la surface arborescente inférieure.

## **2. Conclusion**

La surface arborescente inférieure est ponctuée de convexités qui forment des cavités dans le volume arborescent. Les événements topographiques sont similaires à ceux observés dans la canopée. Les vols de la canopée, la chute des branches en sous-bois ou la mort sur pied des arbres génèrent des volumes vides cylindriques verticaux tandis que la chute des arbres, qu'il y ait une ouverture (chablis) ou non de la surface de la canopée, creuse le volume arborescent de cavités longitudinales. Ces dernières sont concentrées autour des deux chablis récents (cc-02 et cc-07) tandis que les chutes de branches sont essentiellement dispersés dans les topotypes Tp1-Tp3 (1<sup>ère</sup> sous-unité), Tp5-Tp6 et Tp8. Quelques regroupements particuliers peuvent être entrevus. Les cavités cav-10 et cav-11 forment un groupe de chablis refermés dans le Tp3 sur une superficie planaire proche de 500 m<sup>2</sup>. La cavité cylindrique due au *Goupia glabra* (cav-05) est juxtaposée au chablis refermé (cav-06) et inclus dans un groupe plus large comportant un autre cylindre (cav-07) et une cavité provenant de la chute d'un arbre (cav-08). Enfin, les deux chablis refermés (cav-15 et cav-18) et les deux cylindres juxtaposés (cav-16 et cav-17) se succèdent dans un sous-bois dégagé (hauteur de la surface > 15 m). Les regroupements sont différents de ceux observés en canopée, notamment parce qu'ils ne se réfèrent pas à une origine commune.

## **C. Le parallélisme des surfaces du volume arborescent**

### **1. Le relief**

Les événements topographiques des surfaces limites du volume arborescent (convexités, concavités et cavités) ont des tailles élémentaires qui dépassent exceptionnellement 100 m<sup>2</sup> de superficie planaire. Cependant, comme ils sont fréquemment plus larges que les limites en X de la parcelle, ces superficies sont sous-estimées. Avec une résolution de 5 m entre les courbes de niveaux, les plus grands événements sont les ruptures verticales que provoquent les émergents dans le relief de la canopée et qui occupent généralement une superficie planaire comprise entre 50 et 100 m<sup>2</sup> avec un maximum de 162 m<sup>2</sup> pour *Sterculia pruriens* (14 m de diamètre). A l'opposé, les plus petits événements mesurés sont les volis créés par les arbres morts sur pied ou la chute de branches, dans le volume arborescent comme dans la canopée. Ils provoquent une rupture abrupte, sans propagation, et créent une colonne ou un cylindre vide dans le volume arborescent dont la superficie planaire dépasse rarement 55 m<sup>2</sup> (8,4 m de diamètre). L'épicentre des chablis récents, estimé par la fraction de la canopée inférieure à la limite du télémètre, a une superficie très comparable à celle de ces cylindres (46 et 53,5 m<sup>2</sup>), mais ce type de perturbation est caractérisé par une onde de propagation qui se diffuse depuis l'épicentre vers la végétation périphérique, augmentant considérablement leur superficie planaire et le volume de végétation disparue. Finalement, les perturbations de la canopée s'inscrivent dans un diagramme commun centré autour d'un épicentre dont la géométrie (taille, superficie et forme) rappelle celle de la couronne d'un arbre disparu. La différence entre le chablis et le volis trouve, dans la pente de la courbe d'impact, un support quantitatif. Depuis l'épicentre, les perturbations se différencient par l'intensité de leur propagation sur la végétation périphérique. Lorsqu'elle est nulle, la trouée est abrupte et cylindrique. Plus elle augmente plus le cylindre est évasé à son sommet et la fraction de la végétation disparue importante. La forme des cavités se distingue de la même façon. La chute des branches et la mort sur pied des arbres génèrent des volumes vides cylindriques fermés à leur sommet tandis que les chablis laissent un volume vide longitudinal évasé à son sommet sans que la canopée ne soit pour autant affectée.

Les variations de relief interviennent généralement dans des groupes émergents ou perturbés mesurant quelques centaines de mètres carrés et comportant entre 2 et 5 unités élémentaires. Les groupements sont plus évidents dans la canopée. Le nombre de groupes émergents évolue avec la hauteur de l'UCH depuis les unités horizontales jusqu'aux unités plissées constituées par une juxtaposition de plusieurs groupes émergents de hauteur supérieure à 40 m. Les chablis récents appartiennent à des groupes concaves plus larges comportant des chablis de tous âges. Enfin dans le volume arborescent, les cavités sont plus dispersées et, lorsqu'il est possible de discerner des regroupements, ils sont composés d'événements topographiques ayant des origines différentes.

## **2. Les cavités et le relief de la canopée**

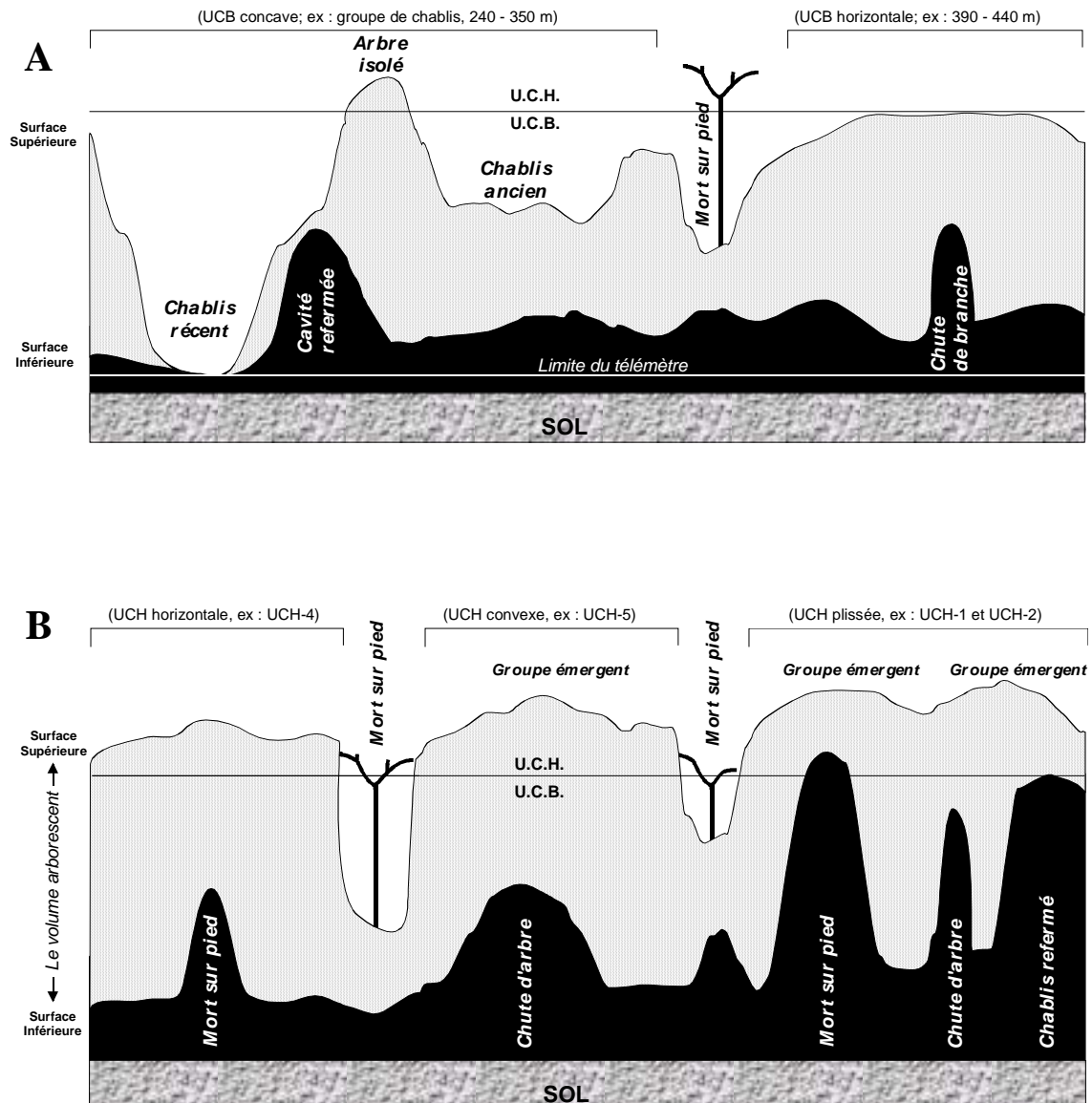
Le nombre de cavités dans le volume arborescent (21) est sensiblement identique au nombre d'événements topographiques comptés dans la surface de la canopée (11 concavités + 12 convexités). Les cavités interviennent principalement dans les unités de canopée haute et notamment dans les deux premières (UCH-1 et UCH-2) formées par 3 grands groupes émergents (cv-01 ; cv-02-03 et cv-04-05-06) des topotypes Tp1 et Tp3 (1<sup>ère</sup> sous-unité). A ces endroits la forêt mérite le terme de "forêt cathédrale", elle est constituée de grands arbres qui s'agrègent en groupe émergent et le volume arborescent est creusé de plusieurs cavités pouvant mesurer plus de 30 m de haut. La première UCH (UCH-1) est ponctuée principalement de perturbations cylindriques (chute de branches et d'arbres morts sur pied) tandis que la deuxième unité haute (UCH-2) est minée de deux gros chablis refermés situés dans le prolongement du chablis multiple (cc-02). Au delà de ces deux unités, les autres UCH de la parcelle ont parallèlement moins de convexités dans la canopée et moins de cavités. Il existe donc une relation directe entre la présence des groupes émergents dans les UCH et des cavités dans le volume arborescent. Plus la forêt est haute, constituée par plusieurs arbres émergents, plus elle est creusée de cavités d'origine et de géométrie variées. Notons cependant les quatre cavités qui se succèdent entre 310 et 380 m dans un secteur de la forêt dominé par les chablis anciens. Dans cet endroit, les deux chablis "internes" (cav-15 et cav-18) forment en réalité le prolongement, sous la canopée, des chablis voisins (respectivement cc-08 et cc-09) et les deux volis (cav-16 et cav-17) interviennent dans la petite UCH présente entre 350 et 370 m. A l'aide de ces relations, un schéma général du parallélisme des surfaces du volume arborescent peut être établi. L'augmentation de la hauteur de la canopée se traduit par un plissement des surfaces arborescentes inférieure et supérieure et par la formation d'une "forêt cathédrale" (Figure 45).

La présence de cavités est dépendante de l'état de la canopée, c'est-à-dire de ses perturbations et de ses émergents. Dans certains cas, la relation entre les cavités et les convexités de la canopée est directement interprétable. Les émergents génèrent sous leur couronne des chutes de branches maîtresses et creusent par conséquent le volume arborescent de cylindres vides. La mort sur pied d'un arbre appartenant à un de ces groupes d'émergents provoquera également une trouée circulaire dans la canopée qui sera refermée par l'expansion latérale des couronnes périphériques ou sera remplacée par un arbre sous-jacent suivant le phénomène de substitution. Le résultat de cette transformation crée une cavité dans le volume arborescent (cav-09). Avec la même relation, les chablis intervenant dans ces groupes d'émergents créent une tranchée longitudinale qui se referme selon les mêmes modalités (ex : cav-10 et 11 sous la couronne du *Sterculia pruriens*, cv-05). Ces explications ne concernent que les cavités dont l'origine est directement en relation avec les arbres de la canopée. Lorsqu'elles ont une origine différente, c'est-à-dire qu'elles proviennent de la libération d'un volume occupé à l'intérieur de la forêt, les arbres de la canopée ne peuvent pas être impliqués directement dans leur origine si ce n'est qu'ils témoignent de l'âge et de la pérennité de cette pièce de la mosaïque forestière. Le temps nécessaire pour que cette portion de forêt s'organise en groupe émergent et en ensembles

arborescents superposés offre également le temps à de nombreuses espèces d'effectuer intégralement leur cycle biologique puis de disparaître. Comme une empreinte, ils laissent une cavité dans le volume arborescent. Le palmier arborescent situé en Tp1 (cav-02) est un bon exemple de ces différences relatives de durée de vie. Au regard du volume cylindrique de la cavité (20 m de haut et 8,5 m de diamètre) et de la taille du cône racinaire, le palmier disparu a très certainement couvert la totalité de son cycle biologique. Il a germé, grandi, fleuri et il est mort sans que nécessairement la topographie de la canopée ait changé. Sans évoquer l'âge absolu des arbres, il est manifeste que plus la canopée est haute plus il y aura d'espèces et d'individus qui effectueront leur cycle biologique (complet ou partiel) sous son couvert et libéreront le volume qu'ils occupaient. Il n'y a donc rien de surprenant à ce qu'un groupe d'émergents, qui nécessite du temps et de la stabilité pour se constituer, contienne également un grand nombre de cavités dans son volume arborescent.

Lorsque la canopée est haute, le volume arborescent est organisé à la fois dans le plan horizontal par la juxtaposition de cavités d'origines différentes et dans le plan vertical par la superposition des ensembles arborescents. Au contraire, les unités de canopée basse comportent des traces de perturbations d'âges différents ayant comme origine commune les chablis, simples ou multiples. La hauteur moyenne de la forêt marque alors le passage entre deux étapes distinctes : (1) La construction du volume arborescent dans les UCB durant laquelle les arbres sont dispersés sur toute la hauteur de la forêt. (2) L'organisation du volume arborescent dans les UCH durant laquelle les couronnes migrent vers les hauteurs de référence étirées vers le haut par les convexités des groupes émergents (Figure 45). L'organisation forestière, c'est-à-dire l'évolution vers l'état homéostatique à trois ensembles superposés, se traduit par une alternance de plus en plus régulière entre les volumes pleins et les volumes vides à la fois dans le plan vertical (superposition des ensembles arborescents) et horizontal (ponctuation de cavités).





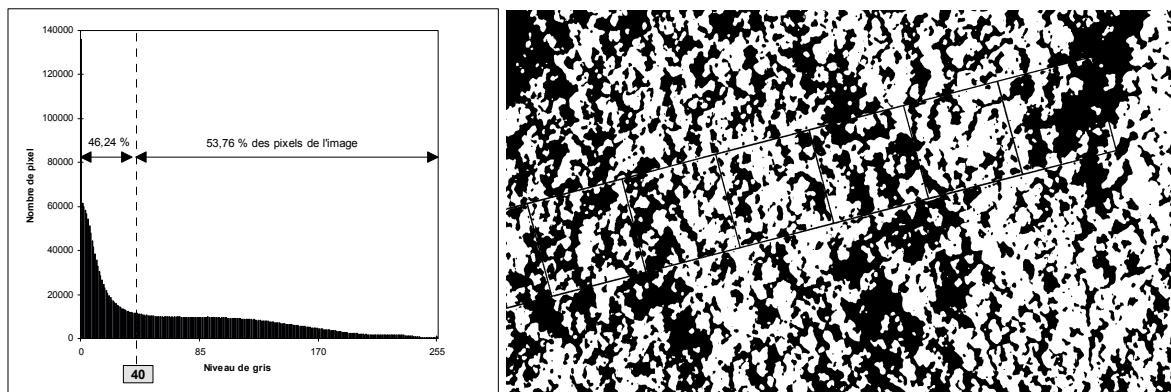
**Figure 45 : Le parallélisme des surfaces du volume arborescent**

**A) La construction du volume arborescent.** Dans les UCB, la canopée est perturbée par des chablis récents et anciens qui interviennent les uns à proximité des autres dans des groupe de chablis.

**B) L'organisation du volume arborescent.** L'augmentation de la hauteur de la canopée dans les UCH se traduit par un plissement de la surface avec le nombre croissant de groupe émergent. Cette évolution recouvre le temps nécessaire pour que les cavités apparaissent dans le volume arborescent. Lorsque la forêt est haute et creusée de cavités, elle est communément appelée "forêt cathédrale".

### 3. Vers une délimitation de l'état homéostatique à grande échelle

La détection des unités de canopée par une analyse des images aériennes permettrait de différencier sur une grande superficie l'état homéostatique des différentes pièces de la mosaïque forestière. Les UCH définissent les portions de la forêt en cours d'organisation homéostatique tandis que les UCB marquent les portions en cours de construction. Malheureusement, sans une superposition exacte entre les mesures télémétriques et la photographie aérienne (cf. §. IV.A.3), il est impossible d'ajuster avec précision la couleur du pixel à la hauteur de la canopée. Cependant, les fréquences des unités de canopée, calculées sur la parcelle 5B-10B, peuvent être considérées comme un échantillon représentatif de la distribution des hauteurs dans la forêt primaire de la Piste de Saint Elie (cf. §. III.A.1.b). Les 2761 points de mesures télémétriques se répartissent, sur les cartes isométriques, entre 4264,3 m<sup>2</sup> de superficie planaire appartenant aux UCB et 5375,7 m<sup>2</sup> aux UCH (cf. Tableau 7). Après un lissage<sup>7</sup> de l'image en vue d'éliminer les pixels isolés, cette répartition est appliquée à l'histogramme de fréquence des couleurs de l'image. Le point limite entre les unités de canopée est déterminé par le niveau de gris 40 (parmi les 256 disponibles) qui sépare un ensemble clair représentant 53,76 % des pixels et un ensemble sombre comportant 46,24 % des pixels de l'image. L'image originale en 256 niveaux de gris est convertie en noir et blanc autour du seuil 40, c'est-à-dire que les pixels dont la couleur est comprise entre 0 et 40 deviennent noirs, les autres seront blancs (Figure 46).

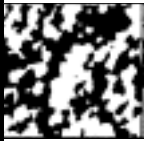
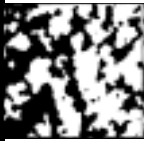

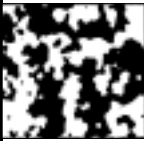




**Figure 46 : Conversion des 256 niveaux de gris en une image binaire noir et blanc.** La couleur noire couvre 46,24 % de l'ensemble des pixels et représente les UCB et la couleur blanche représente le complémentaire, soit 53,76 % des pixels qui délimitent les UCH.

<sup>7</sup> Un filtre est utilisé en vue d'éliminer le bruit de l'image (pixels isolés). Le filtre affecte à chaque pixel une valeur moyenne qui tient compte de l'entourage immédiat. Un pixel noir isolé dans un ensemble blanc sera transformé en gris clair tandis qu'un pixel noir inclus dans un ensemble noir conservera sa couleur initiale et inversement. Ce filtre permet d'éliminer les petites variations qui interviennent à l'intérieur des couronnes.

Statistiquement, cette image binaire (0=noir et 1=blanc) représente une ségrégation des points de l'image appartenant aux UCB (pixels noirs  $\leq 30,27$  m) et ceux qui forment les groupes émergents des UCH (pixels blancs  $> 30,27$  m) conformément à la distribution des hauteurs sur la parcelle 5B-10B. La fréquence des unités de canopée s'analyse alors par celle des pixels noirs et blancs et l'état homéostatique ou l'intégrité forestière se quantifie par la proportion des pixels blancs sur une superficie donnée de l'image. Ainsi, l'intégrité forestière de la parcelle "biodiversité" s'interprète, hectare par hectare, par un indice qui évolue entre 0 et 100 % selon que la portion de la forêt se trouve intégralement en phase de construction ou en phase d'organisation (Tableau 9)

**Tableau 9 : Quantification de l'état homéostatique sur la photographie aérienne de la parcelle biodiversité**

Code de l'hectare	5B	6B	7B	8B	9B	10B
Image convertie en Noir/Blanc						
% UCH ou proportion des phases d'organisation	48,1	53,4	62,5	48,1	66,9	36,8

Avant d'appliquer cette méthode d'analyse, il convient de vérifier statistiquement la concordance entre les deux échantillons à partir d'une superposition précise et contemporaine des mesures télémétriques et des photographies aériennes. Dans les meilleures conditions, cette superposition conserverait une erreur due à l'éclairage latéral. En effet, à hauteur égale, les pixels à l'ouest d'une couronne sont plus sombres que ceux à l'est. Il existe donc nécessairement un décalage des reliefs. Le redressement des couleurs peut corriger l'écart de la superposition mais la comparaison statistique sur des grandes superficies ne devrait pas subir l'influence de ces quelques pixels exagérément ombrés.

A partir de cette méthode il serait possible d'envisager une expertise de l'intégrité forestière à grande échelle en quantifiant la dispersion des phases de construction et d'organisation. Pour cela, un protocole simple peut d'ores et déjà être proposé. Pour analyser la structure sur plusieurs centaines d'hectares, il faut acquérir préalablement un échantillon statistique des hauteurs de la canopée à l'aide du télémètre sur une parcelle dont la superficie minimale devra être précisée. L'échantillon est ensuite utilisé pour étalonner la photographie aérienne et discriminer les unités de canopée. Finalement, l'analyse de l'état homéostatique d'une très grande surface de forêt se réduit à la connaissance de sa canopée et surtout de ses ondulations autour de la hauteur moyenne. L'indice d'ondulation qui d'un côté sépare la forêt primaire de la forêt secondaire devient un indice représentatif de l'intégrité forestière au sens large.

Cette analyse qualitative renforce l'analyse quantitative effectuée au chapitre précédent. L'état homéostatique se traduit dans la structure par une superposition des ensembles arborescents et une alternance horizontale entre les secteurs creusés d'une cavité et ceux plutôt horizontaux. L'organisation forestière fait donc intervenir sur ces deux axes, une alternance entre des volumes vides (cavité et espace inter-strate) et des volumes pleins (espace inter-cavité et les strates occupées). La création souvent brutale des cavités sous les groupes émergents induit une dynamique de leur comblement. Les arbres situés en périphérie ou ceux qui proviennent de la régénération vont occuper ce volume vide. Ils forment la surface arborescente inférieure puis progressent dans le volume arborescent pour rejoindre leur hauteur de référence. Une cavité sera comblée par plusieurs individus appartenant à plusieurs espèces différentes. Une fois encore, le nombre d'ensemble arborescent qui participeront à ce comblement détermina la structure finale de la cavité. Le jeu des espèces impliquées définit le potentiel de comblement mais chaque individu doit faire face à sa dynamique de progression dans le volume arborescent. Les couronnes à progression rapide rencontrent les couronnes à progression lente.

La partie suivante se propose de définir la relation qui lie les plantes et l'espace à la fois dans le plan horizontal en évaluant la forme et la symétrie des couronnes et dans le plan vertical en suivant la progression de quelques espèces. Comment les espèces passent-elles de la surface topographique inférieure à celle de la canopée ? Que se passe-t-il lorsque deux couronnes se percutent durant leur progression ?

Les couronnes progressent dans le volume arborescent pour rejoindre leur hauteur de référence. Cette phase de migration définit la dynamique du volume arborescent et, si tous les arbres atteignent cette hauteur sans contraintes, ils établissent l'état homéostatique le plus complexe, c'est-à-dire la superposition des trois ensembles arborescents.

## V. Dynamique du volume arborescent

Le relief de la surface arborescente inférieure exprime le modelé actuel. Chaque cavité représente pourtant un événement passé, dans la plupart des cas lié à la disparition d'un biovolume, qui a modifié l'occupation de l'espace. Tous ces volumes vides n'ont apparemment pas le même âge. Il est difficile, en effet, de concevoir que la cavité cylindrique (cav-07) créée par la chute d'une branche de *Pouteria egregia* en Tp1 dont les ramifications sont encore présentes au sol soit contemporaine de celle provenant du *Goupia glabra* pour laquelle seule la branche est encore visible (cav-05) ou de celle située en Tp3 (cav-09) dont la trace est réduite à des fragments de branche décomposée. La cavité laissée par le palmier arborescent (cav-02) totalement disparu n'est probablement pas du même âge que les arbres morts encore sur pied (cav-20 et cav-21) ou ceux disparus (cav-13). Par ailleurs, tous les chablis refermés (cav-06, cav-10, cav-11, cav-15 et cav-18) sont-ils contemporains ? Les cavités sans origine apparente (cav-01, cav-12, cav-14 et cav-19) sont-elles spontanées ou les traces de leur origine ont-elles simplement disparues ?

Dans les phases organisées de la forêt (UCH), les cavités alternent avec des volumes organisés en ensembles arborescents superposés. Ces ensembles subissent une perturbation due à la chute d'une branche, de la mort sur pied ou de la chute d'un des arbres de cette pièce superposée. Selon sa position dans la forêt, l'arbre mort sera responsable d'une concavité (volis ou chablis) s'il se situe dans la surface de la canopée ou d'une cavité (cylindrique ou longitudinale) s'il est à l'intérieur du volume arborescent. Dans le premier cas, l'ouverture de la canopée stimule la croissance des espèces héliophiles et provoque un retour à une canopée basse et horizontale. L'état homéostatique régresse à l'étape de construction du volume arborescent. Au contraire, les cavités n'altèrent pas l'organisation de la canopée et le niveau de l'état homéostatique reste inchangé. Les arbres qui participent au comblement s'intègrent dans la dynamique en cours et progressent vers la superposition des ensembles arborescents.

- La cicatrization de la canopée fait intervenir la théorie cyclique de la régénération et de la mosaïque forestière initialement proposée par Aubréville en 1938. L'ensemble des phases qui conduit à la cicatrization de la canopée est regroupé sous le terme de sylvigénèse. « Elle consiste en un continuum dans lequel on discerne avec plus ou moins de netteté, une suite de phases alternativement dynamiques et homéostatiques, dont le point de départ est le chablis » (Torquebiau, 1981). Les travaux qui concernent les chablis et leur fermeture par les espèces héliophiles (Richards, 1952; Whitmore, 1975 ; Bonnis, 1980 ; Florence, 1981; Runkle, 1981 ; Brokaw, 1982, 1985 ; Riera, 1983 ; Popma et Bongers, 1988..) et/ou par l'expansion des couronnes d'arbres périphériques (Richards, 1952 ; Hallé, 1986 ; Young et Hubbell, 1991 ; Van der Meer, 1995). sont très nombreux, notamment en raison du caractère remarquable du phénomène.

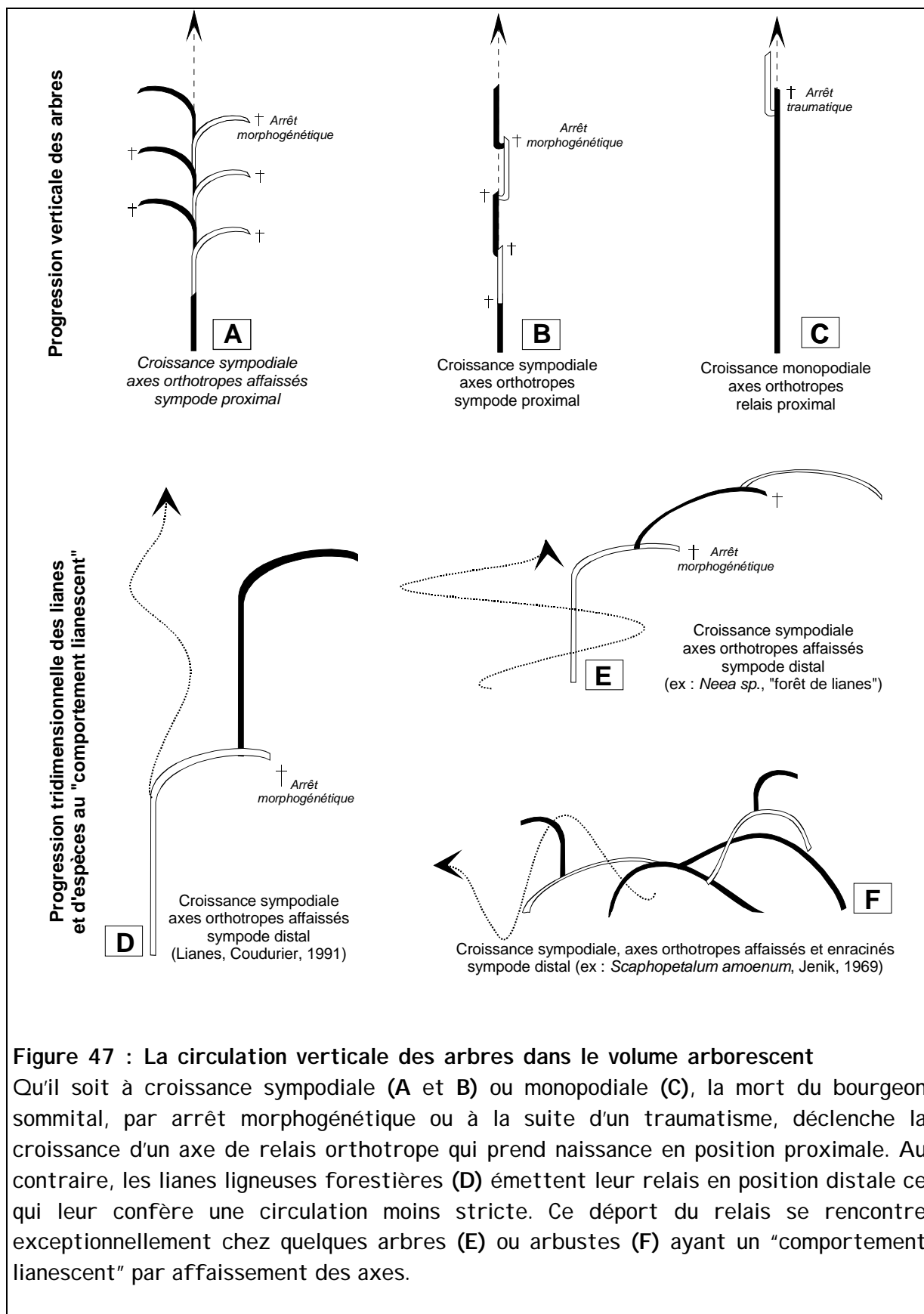
- Les cavités sont deux fois plus nombreuses que les concavités de la canopée et leur présence révèle un état organisé de la forêt alors que les ouvertures de la canopée indiquent une régression structurale. Cette partie s'attachera donc à définir la dynamique de comblement des cavités dans un milieu où les conditions climatiques, le niveau de l'état homéostatique et les espèces impliquées dans la cicatrisation restent homologues ou évoluent graduellement. Quel est la dynamique et la stratégie individuelle de l'occupation de l'espace ? Comment les espèces atteignent-elles leur hauteur de référence ? Comment s'établit et se traduit le contact entre les arbres ? Le comblement est-il résultant de la somme des dynamiques individuelles ?

Pour répondre à ces questions il est nécessaire d'aborder, dans un premier temps, la relation entre l'arbre et l'espace, dans la géométrie et dans le temps. En fonction des ressources énergétiques, qui évoluent à mesure que l'arbre grandit, la forme et par conséquent l'occupation de l'espace changent. La progression verticale des arbres dans la forêt s'accompagne d'une plasticité de leur ensemble assimilateur leur autorisant une exploration restreinte de l'espace. Ensuite, les arbres seront considérés en interaction avec leur voisinage. Les contacts verticaux ou horizontaux modifient le volume occupé et la progression des couronnes dans le volume arborescent. Finalement, la dynamique de comblement des cavités s'inscrit dans un système global contrôlé par des règles d'agencements, associatives et exclusives, entre les individus.

## **A. Arrangement des formes dans le volume arborescent**

En forêt, la couronne des arbres est organisée autour d'un axe vertical qui régit leur progression dans le volume arborescent (Figure 47). Ce déplacement est soumis initialement aux règles du modèle architectural. Le méristème terminal est à développement défini (croissance sympodiale) ou à développement indéfini (croissance monopodiale). Dans le premier cas, le tronc est construit par la succession de modules ou sympodes qui prennent naissance dans le prolongement du sympode précédent. Dans le second cas, le tronc se construit par le développement d'un méristème unique porté par le bourgeon terminal. Ce développement monopodial est soumis à la probabilité de survie du bourgeon par ailleurs fréquemment exposé à des accidents (chute des débris provenant de la canopée, herbivorie, circulation des lianes, contact abrasif...). S'il est traumatisé, un bourgeon axillaire émet un nouvel axe à croissance monopodiale et le tronc est construit par le raccordement de ces deux monopodes. La distinction architecturale entre la croissance monopodiale ou sympodiale ne modifie pas la rectitude du tronc ni de la progression verticale des arbres en forêt. On peut noter que contrairement au développement de certaines lianes, dont la circulation tridimensionnelle est assurée par la croissance sympodiale qui prend naissance sur la partie distale de l'axe affaissé (Coudurier, 1991 ; Castellanos et *al.*, 1992), le sympode d'un arbre quelque soit son origine, prend naissance dans la partie proximale c'est-à-dire dans le prolongement de l'axe précédent. Cet alignement successif est au coeur de leur orientation verticale. Lorsque il n'est pas respecté, tel est le cas d'un *Neea sp.* dans la "forêt de lianes" aux Nouragues, l'arbre adopte un mode de circulation qui rappelle celui des lianes. Le tronc est court (< à 5 m) et les axes émis ont une orientation verticale suivi d'un affaissement. Les rejets verticaux prennent naissance sur la tangente de la courbure de l'axe avant de s'affaisser à leur tour. L'arbre se construit par une succession d'arceaux qui forment, à terme, la majeure partie de la canopée de cette forêt. La circulation de ce *Neea* est proche de la circulation tridimensionnelle des lianes. La rigueur verticale est contrebalancée par l'affaissement des axes et le déplacement latéral de l'origine du sympode. Ce mode de développement est similaire à celui de *Scaphopetalum amoenum*, une Sterculiaceae africaine (Mangenot, 1955; Jenik 1969) ou au développement des cacaoyers sauvages du haut Camopi en Guyane (Sabatier et Prévost, 1987) mais il reste un cas exceptionnel des arbres en forêt.

Finalement, durant toute sa progression dans le volume arborescent, l'orientation verticale de l'arbre est continuellement entretenue par le développement de la partie terminale de la couronne. Cette rigueur réduit considérablement leur liberté de circulation dans le volume arborescent. La progression horizontale se limite à une exploration restreinte et temporaire des branches distribuées autour de l'axe vertical unique. La couronne s'organise dans la symétrie axiale.





## 1. Ajustement des formes dans l'espace

Les couronnes à symétrie axiale sont caractérisées par une partie sommitale ou à lieu le développement vertical et une partie basale où a lieu l'élagage des feuilles et des branches. La relation entre la zone de croissance et d'élagage est liée à la circulation de la lumière à travers l'ensemble assimilateur. La lumière incidente régit l'expansion périphérique de la couronne. En retour, la densité du feuillage et l'absorption photosynthétique de chaque feuille délimitent l'épaisseur de l'ensemble assimilateur par l'intermédiaire de l'élagage des feuilles qui suit un gradient depuis le centre vers la périphérie de la couronne.

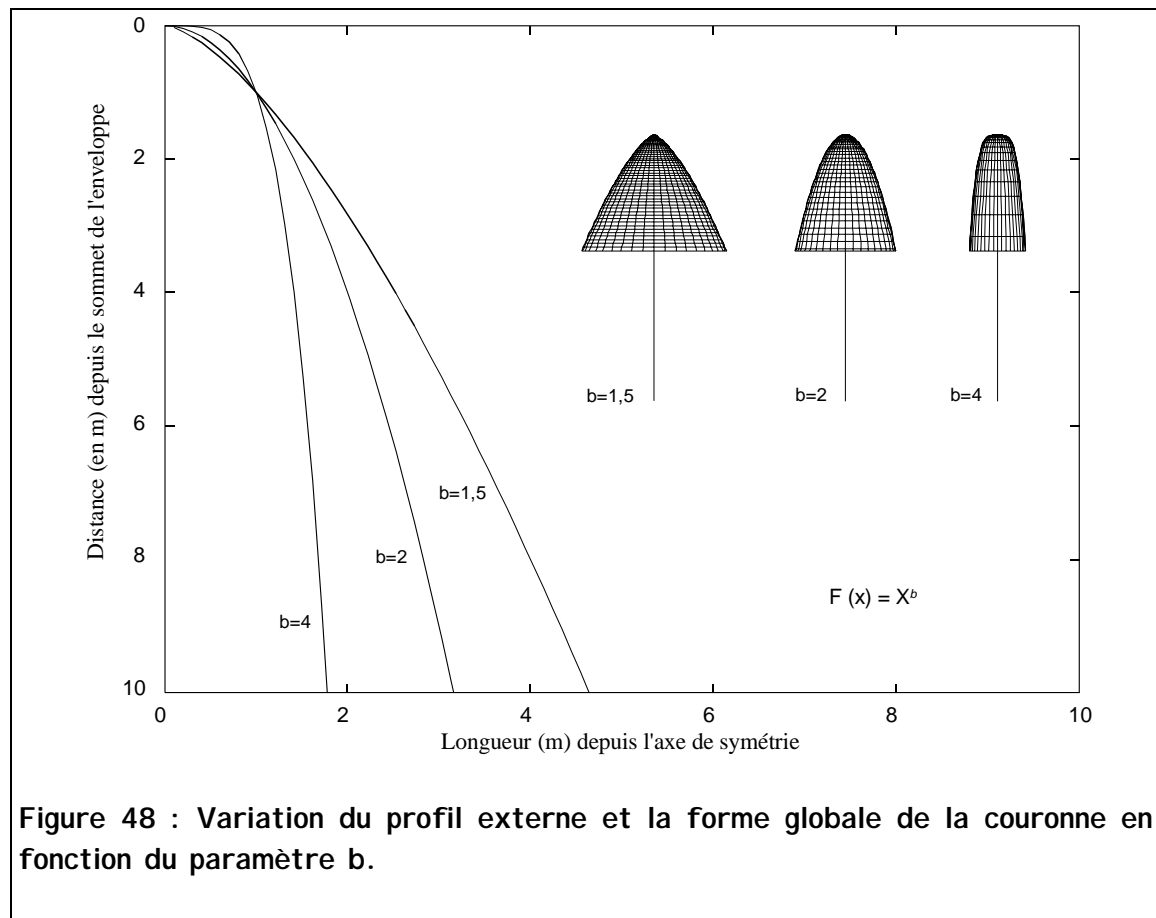
### a) Les paramètres de la forme des arbres

Allongement des branches : En considérant un arbre dont les branches sont parfaitement horizontales, chacune de leur extrémité délimite, dans un plan, le profil extérieur de la couronne. Dans ce cas, l'allongement de la branche est relatif à la distance qui la sépare du sommet ou à une échelle de temps puisque les branches les plus basses sont aussi les plus âgées et réciproquement. Si la longueur des branches augmente constamment avec le temps, l'équation du profil est une droite linéaire croissante ( $f(x) = x$ ). Cependant, l'allongement d'une branche est sous la dépendance des paramètres architecturaux et énergétiques qui contrôlent son développement et la droite s'infléchit d'un coefficient  $b$  qui regroupe ces limitations. L'équation du profil de la couronne devient une fonction puissance qui s'écrit,  $f(x) = x^b$ . On distinguera les arbres dont l'allongement des branches est illimité<sup>8</sup> (la longueur des branches augmente du haut vers le bas,  $b$  tend vers 1) de ceux dont l'allongement est limité ( $b > 1$ , la longueur des branches tend vers une longueur maximale). En fonction de ce facteur  $b$ , la forme de la couronne change (Figure 48) et devient cylindrique ( $b=4$ ), en ogive ( $b=2$ ), en dôme ( $b=1,5$ ) ou conique ( $b=1$ ). Cette interprétation définit la forme de la couronne, dans la symétrie axiale, comme dictée par l'élongation des branches.

A chaque hauteur, l'épaisseur de l'ensemble assimilateur est une soustraction entre l'allongement de la branche et la longueur de la portion élaguée. Lorsque l'élagage rejoint la périphérie (longueur élaguée = longueur de la branche), la branche entière est élaguée et libère un espace sous la couronne. Le point de jonction dépend de l'intensité de l'élagage mais également du facteur  $b$  qui module l'allongement horizontal des branches. Si  $b$  est proche de 1, l'allongement de la branche "chasse" progressivement la surface assimilatrice en dehors de l'influence lumineuse des branches supérieures et l'auto-ombrage est minimal. Au contraire si  $b \gg 1$ , les branches inférieures subissent l'ombrage des supérieures et l'élagage s'amplifie.

---

<sup>8</sup> Le terme "illimité" est utilisé pour décrire l'allongement permanent des branches du haut vers le bas de la couronne.. Il doit être entendu comme caractéristique de cette tendance et non comme le potentiel de la branche à s'allonger indéfiniment.



Plus les branches ont un allongement illimité plus le point de jonction est situé loin de l'axe de symétrie et plus la hauteur du feuillage est importante. La relation qui lie hauteur du feuillage et allongement des branches se vérifie en forêt. Durant une partie de leur progression, les couronnes cylindriques à branches horizontales (*Licania hypoleuca*., *Sandwithia guyanensis*, *Cordia nodosa*, *C. sprucei*, *Endlicheria sp.*, *Rheedia benthamiana*, *Protium sp.*, ...) ont également leur feuillage concentré dans la partie sommitale sur une hauteur ne dépassant rarement 1-1,5 m. Cette relation s'applique également aux arbres qui resteront monocaulés tout au long de leur vie (*Simaba cedron*, *Guarea michel-moddei*, *G. pubescens* subsp. *pubescens*) ou durant une phase juvénile qui perdure jusqu'à une hauteur de 10 m environ (*Jacaranda copaia*, *Goupia glabra*, *Parkia velutina*, *Sterculia pruriens*, *Talisia mollis*, *Carapa procera*, *Schefflera decaphylla*, *Simaba polyphylla*...). Bien que la ramification n'ait pas lieu, les feuilles se superposent, l'ensemble assimilateur est cylindrique et le feuillage est regroupé sur une longueur réduite au sommet du tronc. Au contraire les arbres à allongement illimité des branches occupent généralement une hauteur très importante de feuillage (*Anaxagorea dolichocarpa*, *Xylopia pulcherrima*).

Angle d'insertion et dilatation de la ramification : Lorsqu'un rayon lumineux traverse l'ensemble assimilateur, son énergie dans le PAR diminue avec l'épaisseur du feuillage selon un coefficient d'extinction caractéristique. Ce coefficient est le facteur le moins maîtrisable et le plus variable. Il change notamment avec la répartition des branches sur l'axe vertical. Si les branches sont densément insérées, la lumière latérale ne parvient pas au centre de la couronne, l'élagage y est plus intense et l'épaisseur de l'ensemble assimilateur se limite à une fine pellicule de feuillage reléguée en périphérie de la couronne. Au contraire, une ramification diffuse permet à chaque branche de bénéficier de la lumière latérale, l'élagage est dilaté verticalement et l'ensemble assimilateur occupe toute la longueur des branches. Le coefficient d'extinction varie également avec l'angle d'insertion des branches sur le tronc qui permet un ré-ajustement de la surface assimilatrice (Palmer, 1954; Honda, 1971 ; Whitney, 1976 ; Honda et Fisher, 1978 ; Fisher et Honda, 1979). Il introduit une courbure supplémentaire dans l'équation du profil qui se redresse ou s'incline selon l'allongement initial des branches.

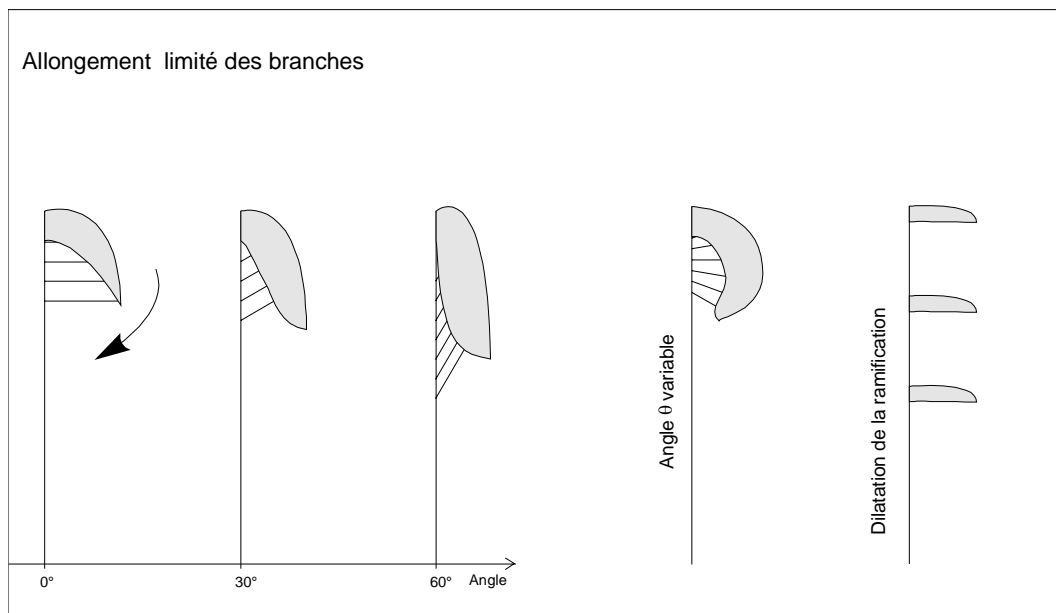
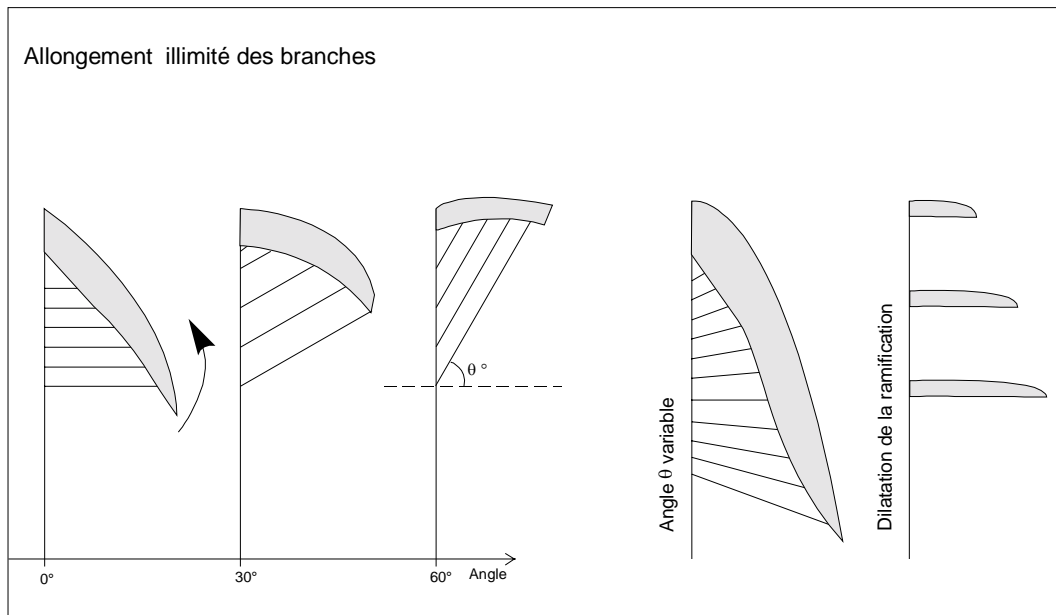
Ces trois paramètres géométriques (allongement, angle d'insertion et dilatation de la ramification) permettent de distinguer plusieurs types importants de forme de couronnes d'arbres. Avec l'ajustement de l'un de ces paramètres la forme change et la couronne se contracte ou se dilate dans le plan horizontal (Figure 49).

#### b) La forme des arbres dans la symétrie axiale

- Les branches à longueur illimitée ( $b \cong 1$ , Figure 49a). Si l'angle est obtus, proche de la verticale, et la longueur des branches illimitée (la ramification rappelle l'organisation d'un corymbe), l'ensemble assimilateur se dispose en disque surélevé au sommet de la couronne. Le feuillage des branches les plus anciennes se situe en périphérie du disque alors que leur partie médiane, exposée à la lumière latérale diffuse, délimite le contour latéral de la couronne. Les branches les plus récentes sont au centre de cet édifice, dans la zone la plus ombrée, et leurs feuilles au coeur du disque. L'élagage suit un gradient depuis les branches les plus jeunes jusqu'aux plus anciennes. Cette forme a été observée sur un *Tovomita sp.* 11 (Figure 50a). La croissance des branches est sympodiale, chaque sympode ne dépasse pas 10-15 cm et se termine par un bouquet de feuilles, le sympode suivant prend naissance dans le prolongement proximale du précédent. Les branches sont insérées avec un angle de 60° et portent un bouquet de feuilles à leur extrémité. Le mode particulier de croissance de cette espèce permet aux sympodes les moins ombrés de se maintenir en périphérie de l'édifice mais l'ensemble assimilateur est essentiellement réparti sur le disque sommital. Dans d'autres cas il est possible de voir apparaître des rejets sur les branches les plus anciennes qui témoignent d'une position moins ombrée et d'un élagage faible (ex : *Anartia meyeri*). Dans la symétrie axiale, la forme de la couronne est un cône inversé portant un ensemble assimilateur en disque surélevé au sommet. Plus les branches se rapprochent de l'horizontal plus l'ensemble assimilateur adopte un angle de courbure. Les branches les plus âgées deviennent aussi les plus ombrées mais l'allongement illimité de la branche relègue la surface

assimilatrice en périphérie de la couronne. Le facteur  $b$  étant proche de 1, le profil adopte la forme d'un dôme (Figure 50b-c) jusqu'à représenter une ellipsoïde si l'angle d'insertion varie avec l'âge de la branche (Figure 50d). Ce changement d'orientation des branches est particulièrement remarquable chez plusieurs Annonaceae (*Anaxagorea dolichocarpa*, *Duguetia calycina*, *D. pycnastera*, *Guatteria punctata*, *Guatteria schomburgkiana*, *Unonopsis rufescens*, *Xylopia pulcherrima*) dont les branches, à allongement illimité, changent d'orientation par affaissement selon leur position vis-à-vis de la partie sommitale. Chez *Duguetia pycnastera*, les branches inférieures divergent des branches sommitales par un angle proche de  $90^\circ$  et la physionomie de l'arbre est caractérisée par sa partie sommitale dressée et ses grandes branches basses retombantes qui ne portent que quelques feuilles à leur extrémité. Même si les Annonaceae représentent sans doute le meilleur exemple de cette modulation, d'autres espèces tendent à suivre ce modèle lorsqu'ils progressent dans le volume arborescent (*Lacmellea floribunda*, *Micropholis guyanensis* subsp. *guyanensis*, *Iryanthera sagotiana*, *Cheiloclinium cognatum* (forme arborescente), *Endlicheria* sp.).

- Les branches à longueur limitée ( $b > 1$ , Figure 49b). Si la longueur des branches est limitée, leur extrémité est située à la même distance du tronc quelle que soit la hauteur. La couronne de l'arbre adopte, par la symétrie axiale, la forme d'un cylindre sur une hauteur de feuillage réduite (Cf. plus haut). Si l'angle est obtus, les branches bénéficient de la lumière latérale diffuse et le feuillage est distribué sur la quasi totalité de la branche. L'ensemble assimilateur occupe tout le volume de la couronne qui forme un cylindre plein (*Tapura guianensis*). Si les branches sont insérées sur le tronc avec un angle proche de l'horizontal, les branches basses n'ont plus accès à la lumière latérale et subissent l'ombrage des branches supérieures, leur élagage est précoce. L'élagage intervient plus tôt et plus intensément si l'angle est proche de l'horizontal et la forme, selon la symétrie axiale, de la couronne est un cylindre creusé (Figure 50g). Enfin si l'angle d'insertion est variable en fonction de l'âge de la branche, la couronne prend la forme d'une sphère, les branches rayonnent autour du tronc et la couronne est une sphère creusée par l'élagage (Figure 50e). Lorsque la ramification est diffuse, la lumière latérale atteint toute la longueur de la branche et le cylindre se dilate en plateaux superposés. Plusieurs modèles architecturaux (Prévost, Fagerlind, Aubréville, Nozeran et Massart) sont susceptibles d'aboutir à cet étagement (*Rinorea amapensis*, Figure 50f). Cette forme est commune chez les herbes, les arbustes dressés (*Piper aequale*) ou les petites lianes du sous-bois (Blanc, 1989). Elle se retrouve également chez quelques arbres conformes au modèle de Troll (*Eperua falcata*, *Crudia bracteata*). Chaque plateau possède son coefficient d'extinction et la distance qui les sépare détermine l'intensité de l'élagage. Les plateaux sont éliminés depuis le centre vers la périphérie de sorte que cette forme en disques superposés ne diffère de la forme cylindrique que par la dilatation verticale de l'ensemble assimilateur et de l'élagage.



**Figure 49 : Variation de la forme des couronnes d'arbres dans la symétrie axiale**

Autour de l'allongement des branches, qui fixe indirectement la hauteur de la couronne, l'angle d'insertion et la dilatation de la ramification ajustent la position de l'ensemble assimilateur vis-à-vis de l'orientation des ressources lumineuses





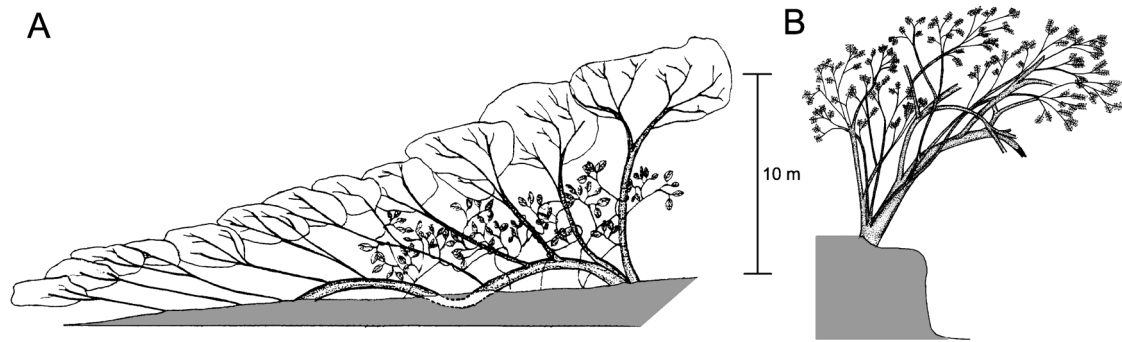
**Figure 50 : La forme des arbres dans la symétrie axiale**

**A)** Couronne en "corymbe" de *Tovomita* sp. 11. L'ensemble assimilateur forme un disque en haut de l'édifice. La lumière latérale diffuse permet aux sympodes les moins ombrés de se maintenir. **B-C)** Couronne en dôme de *Guatteria punctata* et de *Cassipourea guianensis*. **D)** Allongement illimité et angle d'insertion variable des branches chez *Anaxagorea dolichocarpa*. **E)** Allongement limité et angle d'insertion variable d'une couronne sphérique d'un jeune *Laetia procera*. **F)** Allongement limité et dilatation de la ramification, exemple d'un plateau de *Rinorea amapensis*. **G)** Couronne cylindrique creuse d'un *Licania* sp.

Les formes sont représentées comme une gamme de variation autour d'un paramètre géométrique fort, l'allongement des branches. Ce paramètre détermine la largeur et indirectement la hauteur de la couronne c'est-à-dire le volume occupé. En aval de ce critère, l'angle d'insertion définit l'inclinaison de l'ensemble assimilateur alors que la dilatation verticale de la ramification augmente la pénétration de la lumière latérale et fractionne le gradient d'élagage. Ces formes ne sont pas spécifiques, le passage d'une étape à l'autre intervient au cours de la vie de l'individu dans les limites fixées par le modèle architectural. Certaines formes cylindriques changent par un allongement de leur branches lorsqu'ils atteignent des conditions lumineuses suffisantes (*Sterculia sp. pl.*, *Talisia sp. pl.*) ou en fonction du milieu qu'ils occupent (*Cordia nodosa*, *C. sprucei*). La modulation de l'angle d'insertion des branches représente une étape ajustée au sous-bois de la vie des futurs grands arbres (*Micropholis guyanensis* subsp. *guyanensis*, *Iryanthera sagotiana*, *Carapa procera*).

#### c) Evaluation de la symétrie axiale des arbres

La représentation des formes dans la symétrie axiale exprime une tendance dans un milieu où la lumière diffuse est distribuée dans les trois dimensions avec la même intensité. L'hétérogénéité des ressources façonne les couronnes qui se contractent ou se dilatent selon la disponibilité ponctuelle des ressources. Les arbres ripicoles illustrent la relation qui lie la distribution asymétrique des ressources et la perte de la symétrie axiale des arbres. Oldeman (1972) a montré que ces arbres acquièrent, en dépit du modèle architectural initial, une croissance asymétrique dictée par trois tendances architecturales : (1) Direction moyenne oblique des axes - (2) Stratification dense des branches - (3) Plagiotropie accrue. La perte de la symétrie résulte à la fois d'une amplification de l'allongement des branches vers l'espace le plus lumineux et de l'élagage dans la partie ombrée. La couronne de l'arbre adopte une symétrie radiaire par l'allongement de ses branches (Oldeman, loc. cit.). Le tronc est court et dans certains cas inexistant (Figure 51). Ce développement se généralise à beaucoup d'espèces, ce milieu étant plus marqué par la symétrie radiaire des arbres que par un cortège floristique particulier (Birnbaum, 1996).

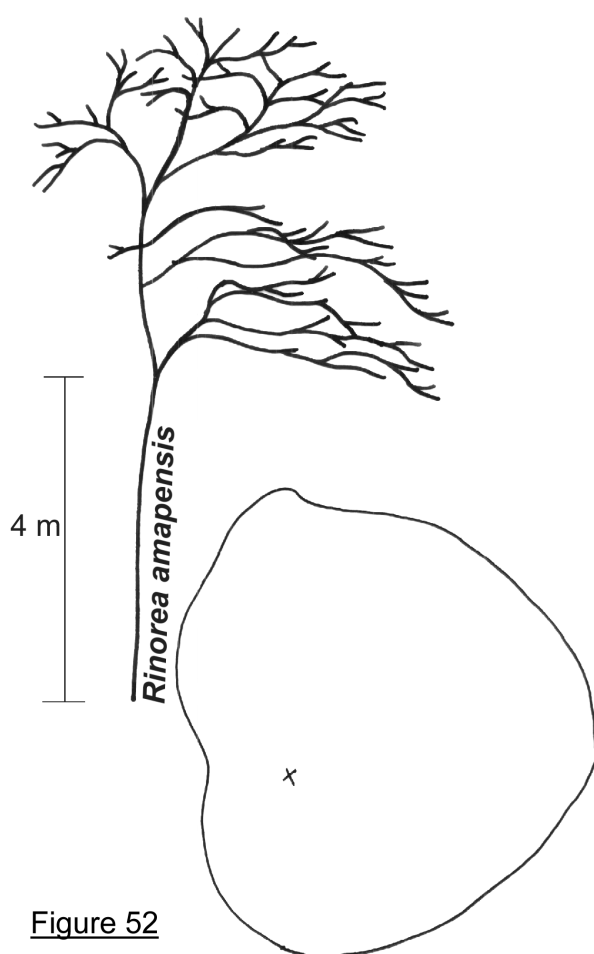


**Figure 51 : Perte de la symétrie axiale chez les arbres ripicoles.**

**A)** *Inga umbellifera* en aval de Saut Tigre (fleuve Sinnamary) émet depuis le tronc court situé sur l'île, des branches plagiotropes excessivement allongées. **B)** Couronne à symétrie radiaire chez *Paloue guianensis*.

En forêt, cette fracture entre deux environnements lumineux contrastés se trouve à la périphérie des chablis. Les arbres situés à la bordure des grands chablis sont moins symétriques que ceux qui délimitent les petits chablis (Young et Hubbell, 1991). L'allongement unilatéral des branches est stimulé par l'augmentation de la lumière incidente. En forêt non perturbée, la distribution de la lumière est moins tranchée. Les objets photo-inertes modifient sa direction alors que les objets photo-actifs réduisent son intensité et altèrent sa qualité. Le jeu local de ces variations aboutit à une distribution hétérogène de la lumière comme celle qui traverse un kaléidoscope. A tous les niveaux du volume arborescent, la lumière se compose de changements radicaux entre des petites cellules lumineuses et d'autres plus ombrées et des taches de lumière d'une courte durée dont on ne mesure habituellement que la superficie qui atteint le sol (Chazdon et Fetcher, 1984; Chazdon, 1986a). Cet hétérogénéité induit des modifications du ratio élagage/allongement de chaque branche qui conduisent à la perte de la symétrie axiale. S'il est supérieur à 1, l'élagage prend le dessus sur l'allongement et la branche est élaguée. S'il est inférieur, la branche continue son allongement et le feuillage est relégué en périphérie de la couronne. A chaque hauteur le ratio est évalué et l'épaisseur du feuillage fluctue irrégulièrement de haut en bas dans des proportions fixées par les caractéristiques géométriques de l'espèce.





**Figure 52**

L'asymétrie est de rigueur mais elle se conditionne autour de l'axe vertical si bien qu'elle se manifeste par un écart ou une perte de la symétrie axiale. Elle peut conduire à une modification complète de la physionomie de la plante : *Rinorea amapensis* forme le plus souvent une couronne cylindrique en disques superposés, chacun composé, de deux ou trois branches plagiotropes à allongement limité. Dans certains cas, l'une de ces branches s'allonge et la physionomie de l'arbre est alors marquée par des grandes branches basses retombantes. De l'autre côté du plateau, l'élagage intervient dans les parties les plus ombrées. La disposition de l'ensemble assimilateur, en disques superposés, change radicalement au profit d'une couronne ellipsoïde asymétrique (Figure 52).

La perte de la symétrie par une modification du ratio élague/allongement des branches se repère par des différences de diamètre et/ou de longueur des

branches insérées à une même hauteur. Elle est cependant difficile à quantifier parce qu'elle intervient dans les trois dimensions selon des intensités différentes.

A l'opposé de cet ajustement progressif, les chutes de débris, les frottements, les herbivores occasionnent une perte brutale de la symétrie axiale par une amputation de tout ou partie de la couronne. Cette modification de la forme est accidentelle et temporaire. La symétrie axiale se reconstitue par la croissance et le développement vertical de la partie sommitale. Lorsque la perturbation provoque la pliure du tronc, des rejets traumatiques apparaissent, dans certains cas, perpendiculaires à la tangente de la courbure. Ils reconstruisent une couronne à symétrie axiale.

La symétrie axiale peut être évaluée par des critères géométriques simples indépendant des différences entre les formes. Les dessins du profil et de la projection de couronne réalisés pour la construction 3D des arbres (cf. Annexe 1, Protocole de la construction 3D des arbres), représentent un état de cette symétrie dans le plan de l'observation. Le profil traduit la distribution du feuillage de part et d'autre de l'axe vertical formé par le tronc. La projection de couronne figure la symétrie de la répartition des plus longues branches

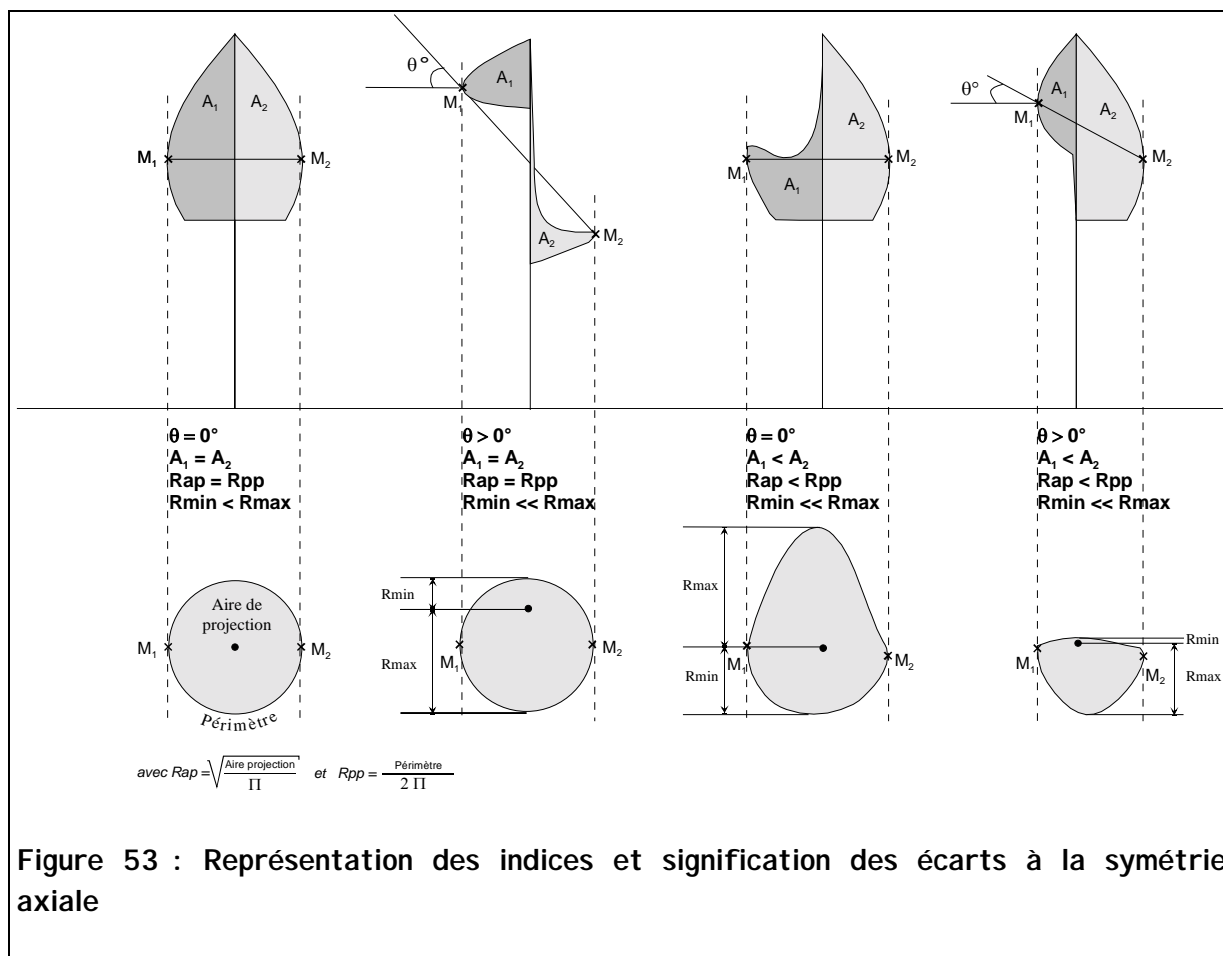
autour du tronc, dans toutes les directions et quelque soit leur hauteur d'insertion. Pour établir un indice général de symétrie, j'utiliserais la combinaison de ces deux états.

#### (1) Définition des indices de symétrie

- Le profil représente la limite extérieure de la couronne. Si la symétrie axiale est respectée, la distribution du feuillage, de part et d'autre de l'axe est identique (Figure 53). Dans ce cas, l'aire des deux demi-profil est identique quelque soit la forme globale de l'arbre ( $A_1 = A_2$ ). Cet indice représente une évaluation de la symétrie de la distribution du feuillage autour de l'axe vertical. Cependant deux aires identiques peuvent provenir de deux demi-profil de formes très différentes. Si la symétrie axiale est respectée tout point de la couronne a son symétrique par rapport au tronc et les deux points,  $M_1$  et  $M_2$  qui coïncident à la largeur maximale de la couronne dans le plan du profil se situe à la même hauteur. L'angle  $\theta$  entre ces deux points est nul.
- La projection montre, dans un plan, la longueur maximale des branches dans toutes les directions quelque soit la hauteur. Si la symétrie axiale est respectée, la projection se rapproche d'un cercle dont le centre coïncide avec le tronc. Si le cercle est réalisé, le rayon calculé à partir du périmètre de la projection ( $R_{pp} = \text{Périmètre} / 2\pi$ ) et égale au rayon calculé à partir de l'aire de cette projection ( $R_{ap}^2 = \text{Aire} / \pi$ ). Par ailleurs, si le tronc se positionne au centre du cercle alors les rayons maximal et minimal de cette projection sont identiques ( $R_{max} = R_{min}$ ).

En résumé une couronne à symétrie axiale réunit les quatre équivalences suivantes :

- ♦  **$A_1 = A_2$**  - Symétrie bilatérale de l'aire dans le plan du profil
- ♦  **$\theta = 0^\circ$**  - Symétrie bilatérale de la forme dans le plan du profil
- ♦  **$R_{ap} = R_{pp}$**  - Symétrie circulaire des branches dans le plan de la projection
- ♦  **$R_{max} = R_{min}$**  - Synchronisation du tronc et du centre de la symétrie



La perte de la symétrie de chaque arbre peut alors être estimée comme un écart à cette symétrie axiale canonique. Elle est quantifiée par quatre indices qui évoluent entre 0 et 1 et qui expriment un pourcentage ou taux de symétrie :

- 1) Le rapport  $A_1/A_2$  (avec  $A_1 \leq A_2$ ) est évaluée comme taux de symétrie ( $I_{\text{aire}}$ ) de la distribution quantitative du feuillage. Plus les deux demi profils sont symétriques plus ce rapport tend vers 1 et la couronne occupe une même aire de part et autre de l'axe vertical.
- 2) L'angle  $\theta$  indique la symétrie de la forme de la couronne dans le plan vertical. Plus l'angle est important, en valeur absolue, plus elle s'écarte de la symétrie axiale. L'angle  $\theta$  varie entre 0 et 90° et cet intervalle est rapporté à une échelle comprise entre 1 et 0 par une relation linéaire inverse ( $I_\theta = 1 - \theta/90$ , Si  $\theta = 0$ ,  $I_\theta = 1$  ; Si  $\theta = 90^\circ$ ,  $I_\theta = 0$ ).
- 3) Le rapport  $R_{ap}/R_{pp}$  ( $I_{\text{cercle}}$ ) est utilisé comme indicateur de symétrie de la couronne dans le plan de la projection. Si ce rapport se rapproche de 1, le périmètre et l'aire de la projection sont reliés par les équations géométriques du cercle. Il ne peut pas être

supérieur à 1 car le cercle constitue l'aire maximale d'un périmètre, c'est-à-dire qu'il n'est pas possible de réaliser avec ce périmètre, une forme dans un plan occupant une plus grande superficie que celle d'un cercle (principe d'Archimède).

- 4) Le rapport  $R_{min}/R_{max}$  ( $I_{gravité}$ ) est utilisé pour estimer le déport du feuillage autour du tronc, c'est-à-dire la position du centre de symétrie de la projection de couronne. S'il est égale à 1, le centre de gravité de la couronne est également le centre de la symétrie axiale.

Ces quatre indices de symétrie sont évalués sur les 523 arbres dont le profil et la projection de couronne sont disponibles. Un indice global est donné pour chaque arbre par la multiplication des quatre rapports ( $I_{global} = I_{aire} * I_{teta} * I_{cercle} * I_{gravité}$ ). Cet indice global considère chaque indice élémentaire avec le même poids dans la perte de la symétrie. Il permet de détecter les très forts écarts de symétrie portant sur au moins un des quatre indices élémentaires. Plus il est proche de 1 plus la symétrie axiale est canonique. Au contraire, un indice proche de 0 signifie qu'au moins un des quatre rapports est proche de 0.

## (2) L'écart à la symétrie axiale

En moyenne, tout individus confondus, l'indice global est de 0,16. La distribution de l'indice global suit une courbe exponentielle décroissante qui montre à quel point la majorité des arbres en forêt s'éloignent du modèle théorique à symétrie axiale (Figure 54).

Pris séparément, les quatre indices permettent de dégager les tendances géométriques de cet écart. Plus de 90 % des arbres ont une projection de couronne qui respecte à 80 % la symétrie axiale du cercle dans le plan horizontal ( $I_{cercle}=0,8$ ). Parallèlement, plus de 60 % des couronnes conservent ce taux de symétrie dans le plan vertical du profil ( $I_{teta}=0,8$ ). Les plus longues branches se situent à la même hauteur, de part et autre du tronc formant, entre elles, un angle téta de seulement  $18^\circ$  pour  $I_{teta}=0,8$ . Ces deux indices participent peu à l'indice global de symétrie, leur corrélation est nulle (

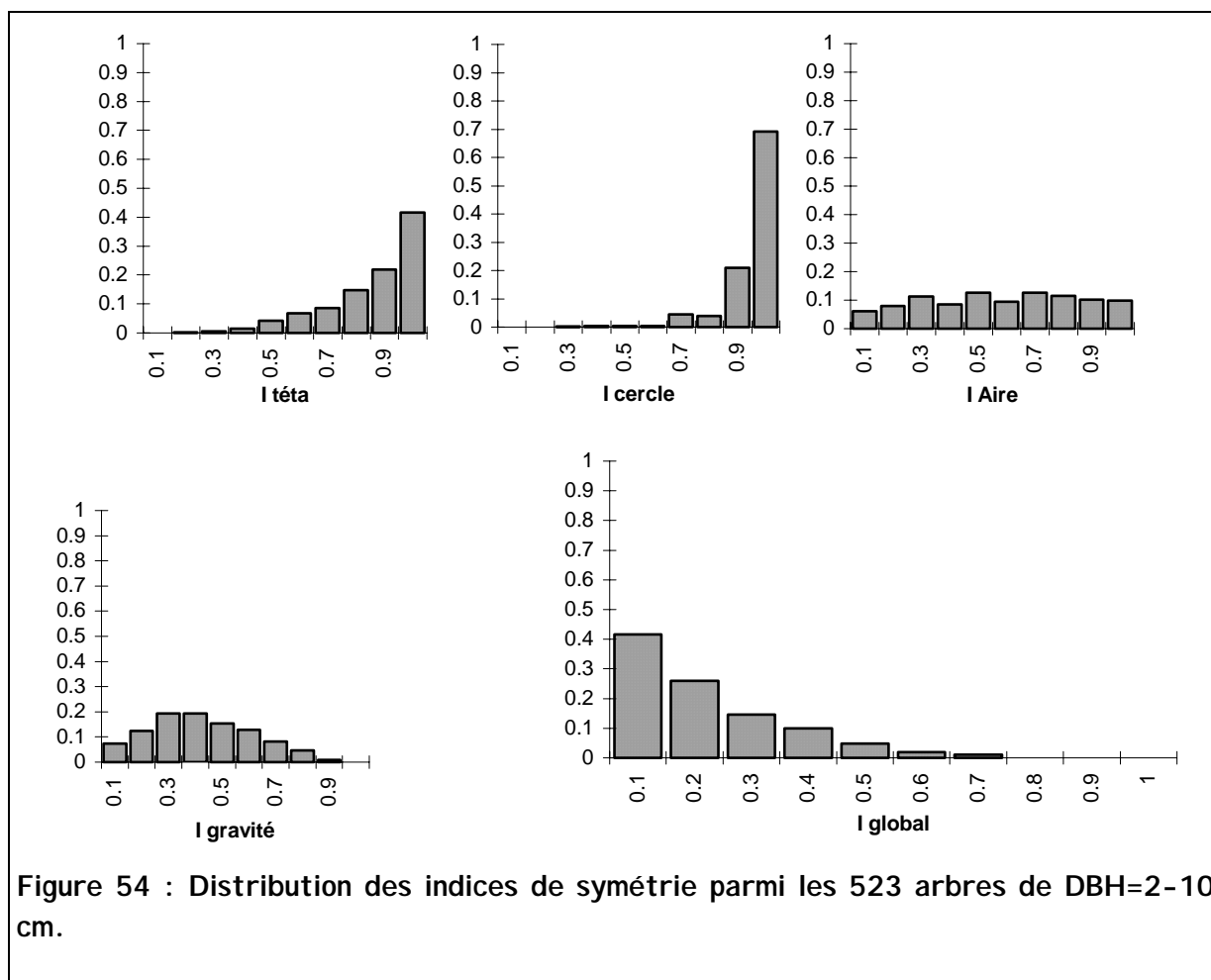
**Tableau 10).** La disparité de la répartition du feuillage autour du tronc ( $I_{aire}$ ) est l'indice le plus variable de notre échantillon (moyenne =  $0,53 \pm 0,27$ ). Pour cet indice, tous les degrés de symétrie apparaissent avec une même fréquence. Avec l'indice de gravité ( $I_{gravité}$ ), c'est-à-dire la synchronisation du tronc et du centre de gravité de la projection, ils suivent très significativement l'évolution de l'indice global. Parmi nos quatre indices initiaux, ces deux paramètres sont les principaux responsables des écarts de la symétrie axiale (cf. Corrélations,

**Tableau 10).**

Tableau 10 : Matrice de corrélation de Pearson des indices de symétrie

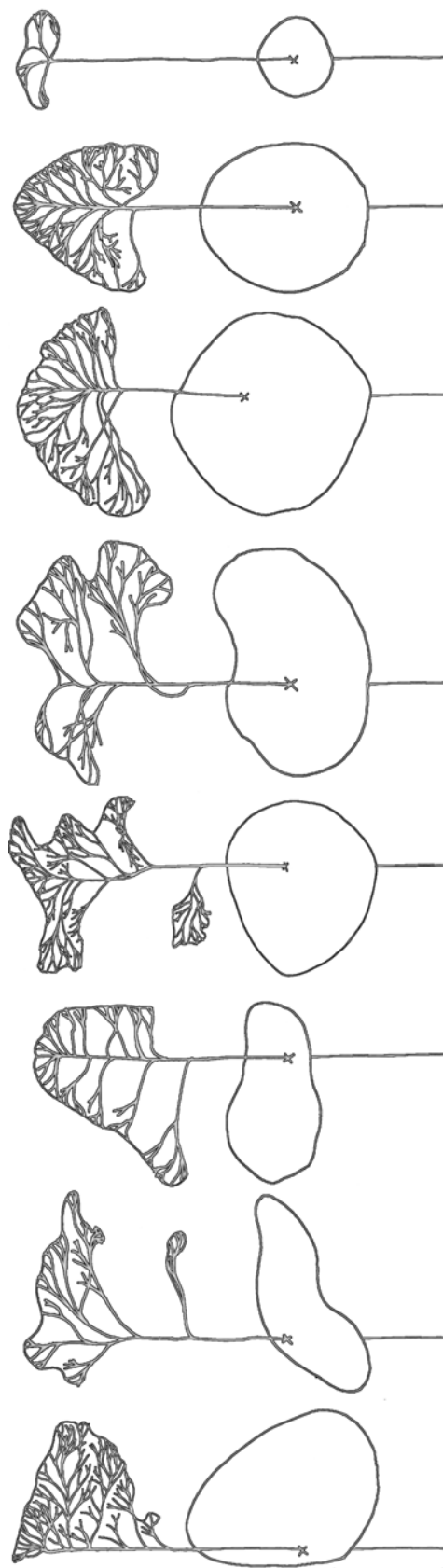
	I_teta	I_aire	I_gravité	I_cercle	I_global
I_teta	1				
I_aire	0,2198***	1			
I_gravité	0,0199	0,3015***	1		
I_cercle	-0,0389	0,1437***	0,4880***	1	
I_global	0,3232***	0,7236***	0,7410***	0,3900***	1

Probabilité : \* < 0,05 \*\* < 0,01 \*\*\* < 0,001



Calculé par individus, près de 60 % des couronnes ont une symétrie inférieure à l'indice global moyen (0,16). La Figure 55 représente quelques exemples de profil et projection d'arbres à divers degré de l'indice global. Les individus les moins symétriques sont marqués par une inégale répartition du feuillage sur l'axe vertical ( $I_{\text{aire}} \cong 0$ ). Le profil est amputé d'une partie et, dans la plupart des cas, cette asymétrie est la conséquence d'un traumatisme (*Licania sp.*,  $I_{\text{global}} = 0,001$ ,  $I_{\text{aire}} = 0,002$  ou *Miconia tschudyoides*,  $I_{\text{global}} = 0,0002$ ,  $I_{\text{aire}} = 0,011$ ). Cependant on retrouve avec les mêmes taux une perte complète de la symétrie du profil lorsqu'il y a un encombrement spatial maximal qui bloque l'expansion latérale de la couronne (ex : *Anaxagorea dolichocarpa*,  $I_{\text{global}} = 0,0003$ ,  $I_{\text{aire}} = 0,005$  ou *Lecythis idatimon*,  $I_{\text{global}} = 0,0007$ ,  $I_{\text{aire}} = 0,02$ ) ou lorsque la direction de croissance des branches subit une réorientation vers l'espace le moins encombré (*Cheiloclinium cognatum*,  $I_{\text{global}} = 0,003$ ,  $I_{\text{aire}} = 0,02$ ). A l'inverse, l'indice global atteint un maxima aux alentours de 0,6-0,7 lorsque le tronc se superpose au centre de gravité de la projection de couronne et forme l'axe de symétrie du profil (*Talisia mollis*,  $I_{\text{global}} = 0,69$ ,  $I_{\text{aire}} = 1$ ) ou lorsqu'il s'agit d'un rejet vigoureux suite à la cassure du tronc (*Dicorynia guianensis*,  $I_{\text{global}} = 0,63$ ,  $I_{\text{aire}} = 0,94$  et  $I_{\text{cercle}} = 0,98$ ). La perte de la symétrie axiale intervient généralement par un déport du feuillage autour du tronc qui perd sa position de centre de gravité dans le plan horizontal de la projection de couronne et d'axe de symétrie dans le plan vertical du profil. Lorsqu'il ne s'agit pas d'un traumatisme ou d'un encombrement spatial excessif, ces résultats sont en accord avec l'analyse de la symétrie effectuée par Young et Hubbell (1991) sur la projection des couronnes des arbres de la canopée intacte et en bordure de chablis pour lesquels ils concluent : « *Most commonly, the bole was vertical and the crown was asymmetrical relative to the upper bole, due to differential branch growth* ».

Dans la plupart des cas, le nombre d'individus ne suffit pas pour reconnaître une aptitude spécifique à perdre ou à conserver la symétrie axiale. Cependant, quelques espèces bien représentées peuvent être citées. *Ouratea melinonii* représenté par 16 individus conserve en moyenne une forte symétrie axiale ( $I_{\text{global}}=0,3$ ). Chez les Euphorbiaceae, *Sandwithia guyanensis* conserve un indice de symétrie global de 0,2 pour 24 individus pris en compte. On retrouve un même indice chez les Lecythidaceae pour 13 individus de l'espèce *Lecythis persistens* subsp. *persistens*. Au contraire, quelques espèces sont moins symétriques. *Eperua falcata* a une symétrie globale de 0,1 pour 18 individus comme *Crudia bracteata* pour 12 individus. Ces deux espèces sont par ailleurs caractérisées par le modèle architectural de Troll ce qui leur permet une plasticité dans la disposition de leur feuillage autour de leur axe de symétrie et pourrait expliquer la perte de la symétrie axiale globale.



	<i>Licania</i> sp.	<i>Licania</i> sp.	<i>Fusaea longifolia</i>	<i>Vismia ramuliflora</i>	<i>Rhinorea amapensis</i>	<i>Crudia bracteata</i>	<i>Eugenia macrocalyx</i>	<i>Talisia mollis</i>
Haut. (cm)	660	590	490	1131	460	1289	1174	680
DBH (cm)	2.5	3	2	6	4	8	5.5	2.5
I teta	0.8648	1.0000	0.7835	0.7508	0.9717	0.9517	0.8465	0.8145
I aire	0.0019	0.2356	0.6492	0.5211	0.8870	0.9208	0.8992	1.0000
I gravité	0.1018	0.1538	0.2139	0.5259	0.3708	0.3808	0.6908	0.8593
I cercle	0.9321	0.8289	0.9326	0.9752	0.9389	0.8883	0.9851	0.9841
I global	0.0002	0.0300	0.1015	0.2007	0.3001	0.2964	0.5180	0.6888

**Figure 55 : Evaluation de la symétrie axiale de quelques arbres d'après leur profil et leur projection de couronne**

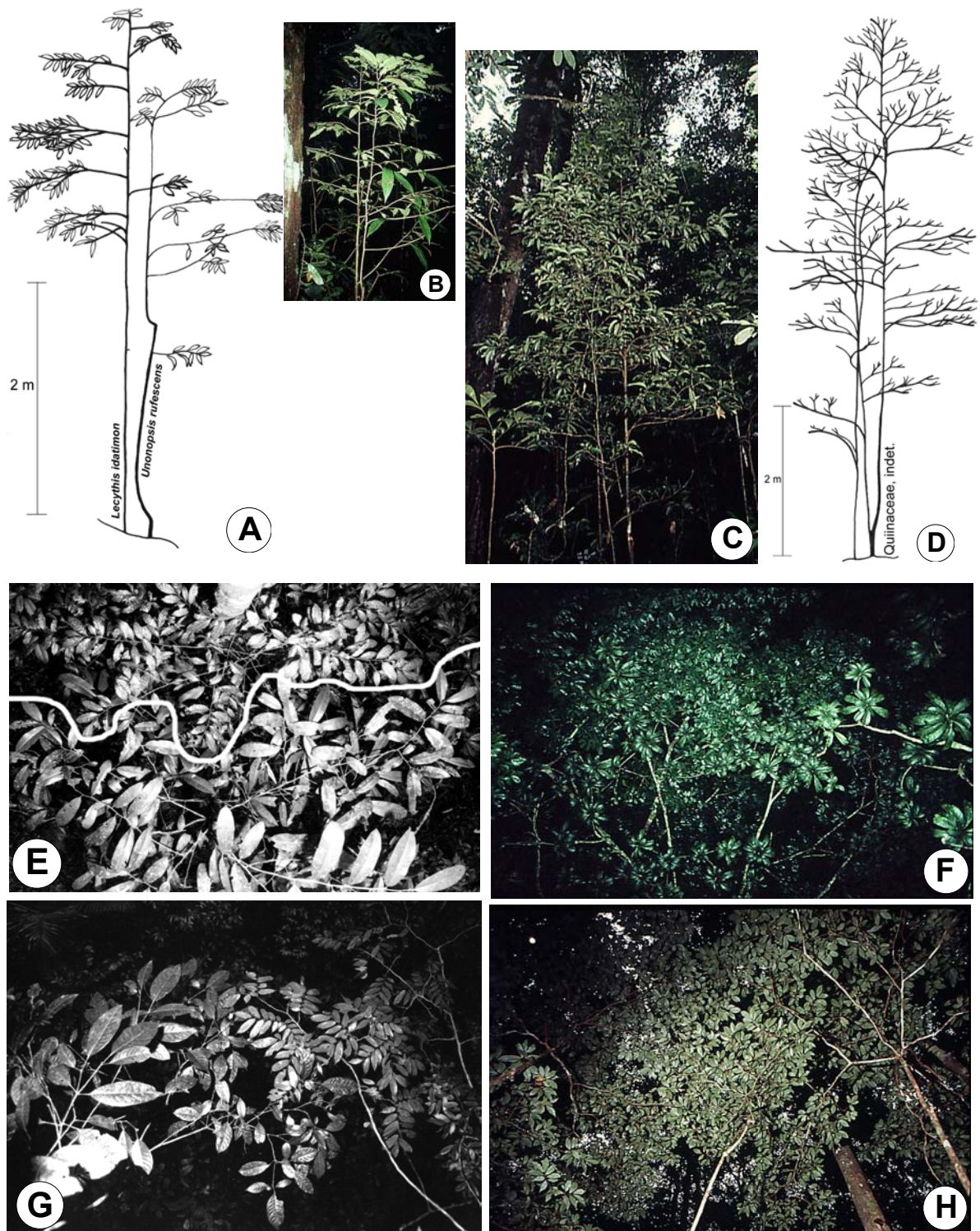
La perte de la symétrie axiale est estimée par quatre indices réunis dans un indice global de symétrie (I global). Les plus faibles valeurs de cet indice apparaissent lorsqu'il y a une amputation d'une partie de la couronne, à la suite d'un traumatisme ou si l'encombrement est maximal.

### (3) Liens avec l'encombrement spatial du voisinage

L'encombrement spatial est une notion qui regroupe les différents termes du contact entre les végétaux.

- Le contact horizontal entre les couronnes est très fréquent en forêt, il conduit à une perte de la symétrie axiale par une amputation d'un côté de la couronne. Lorsque deux arbres sont juxtaposés, le degré de leur interaction dépend de la distance qui les sépare. Dans cette relation il n'existe généralement pas de dépendance, les deux couronnes perdent leur symétrie axiale. Cependant, il serait nécessaire de vérifier que la densité, en terme de compacité, n'intervienne pas dans le rapport entre les deux individus comme le montre Solangaarachchi et Harper (1989) chez un trèfle blanc (*Trifolium repens*) : « *In summary, the more compact the growth form of a genotype, the less was its asymmetry affected by neighbours and the greater was the asymmetry caused in its neighbours* ». Le plus souvent, les deux couronnes s'accolent sans laisser d'espace et sans que les branches ne soient entremêlées. Cet assemblage d'individus asymétriques aboutit à la constitution de formes composées. Elles possèdent un ensemble assimilateur continu qui génère un gradient d'élagage unique. La zone de contact entre les couronnes devient la partie la plus ombrée, les feuilles et les branches sont éliminées des deux côtés. Quand les deux arbres appartiennent à la même espèce il devient alors difficile de déterminer la limite entre les couronnes (Figure 56c-d,h). A l'inverse, la juxtaposition de deux espèces au feuillage différent permet de suivre la scission de chaque couronne et la zone de contact dans le plan de la projection et du profil. Les branches ne s'enchevêtrent pas, ou exceptionnellement, les couronnes s'emboîtent et fonctionnent en communs (Figure 56a-b,e-g). A la frontière entre cet assemblage, il ne semble pas qu'il y ait d'espace de timidité comme il peut se rencontrer entre deux arbres juxtaposés de la canopée (Jacobs, 1955 ; Hallé, 1979 ; Hallé et Ng, 1981 ; Putz et *al.*, 1984 ; Gautier, 1986 ; Offermans, 1986a ; 1986b ; Rebertus, 1988 ; Blanc, 1992). En revanche la timidité, en tant que limite de l'individu, caractérise le contact horizontal entre les couronnes quelque soit leur milieu.

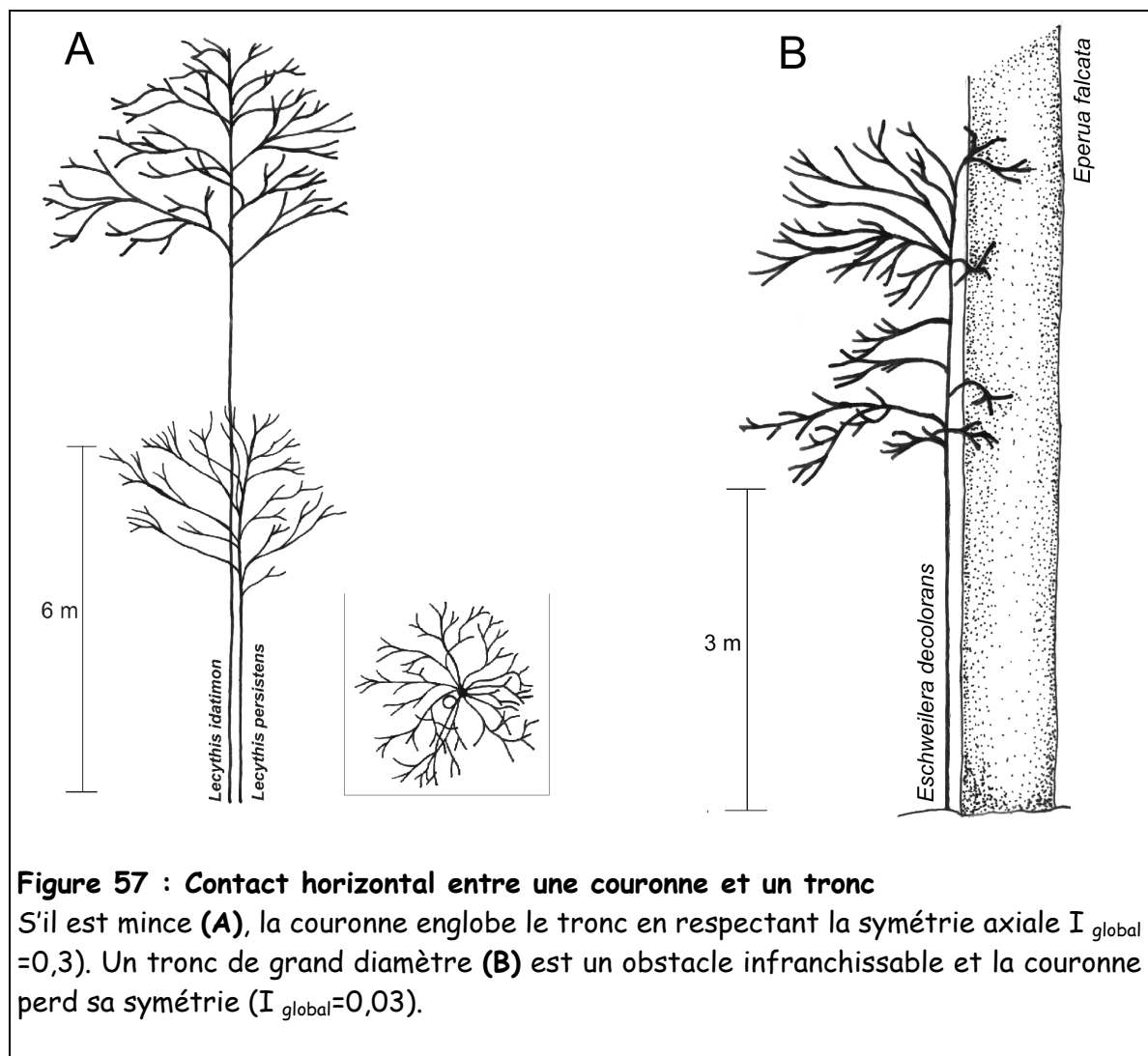




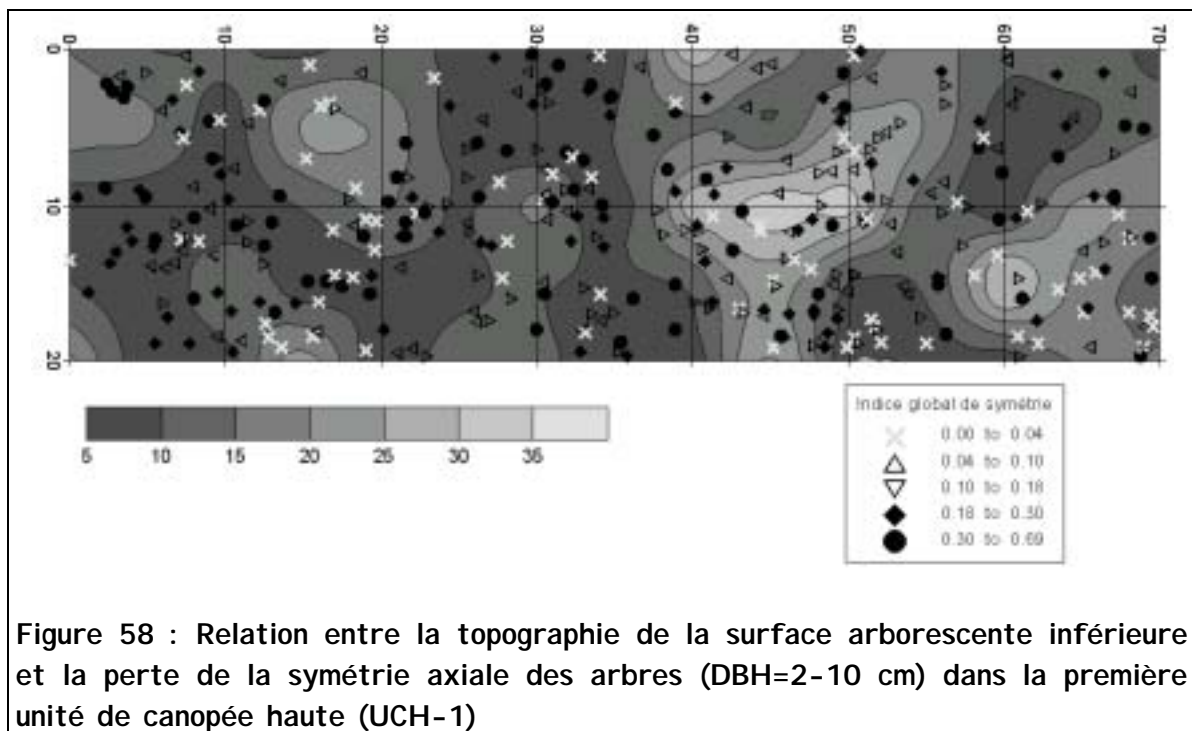
**Figure 56 : Ensembles assimilateurs composites**

**A-B)** Juxtaposition horizontale d'une Annonaceae et d'une Lecythidaceae. Les deux couronnes asymétriques reconstituent une forme composite à symétrie axiale. **C-D)** Forme symétrique composée de deux individus et un rejet d'une Quinaceae. **E)** Vue du dessus, la limite entre le feuillage de *Ouratea melinonii* et de *Eschweilera decolorans* marque une frontière sans espace. **F)** Juxtaposition de deux ensembles assimilateurs à 28 m du sol (*Eperua falcata* et *Buchenavia grandis*). **G)** Accolement dans le plan du profil de *Sagotia racemosa* (à gauche) et de *Crudia bracteata*. **H)** Accolement de trois *Rinorea amapensis*, vue du dessous.

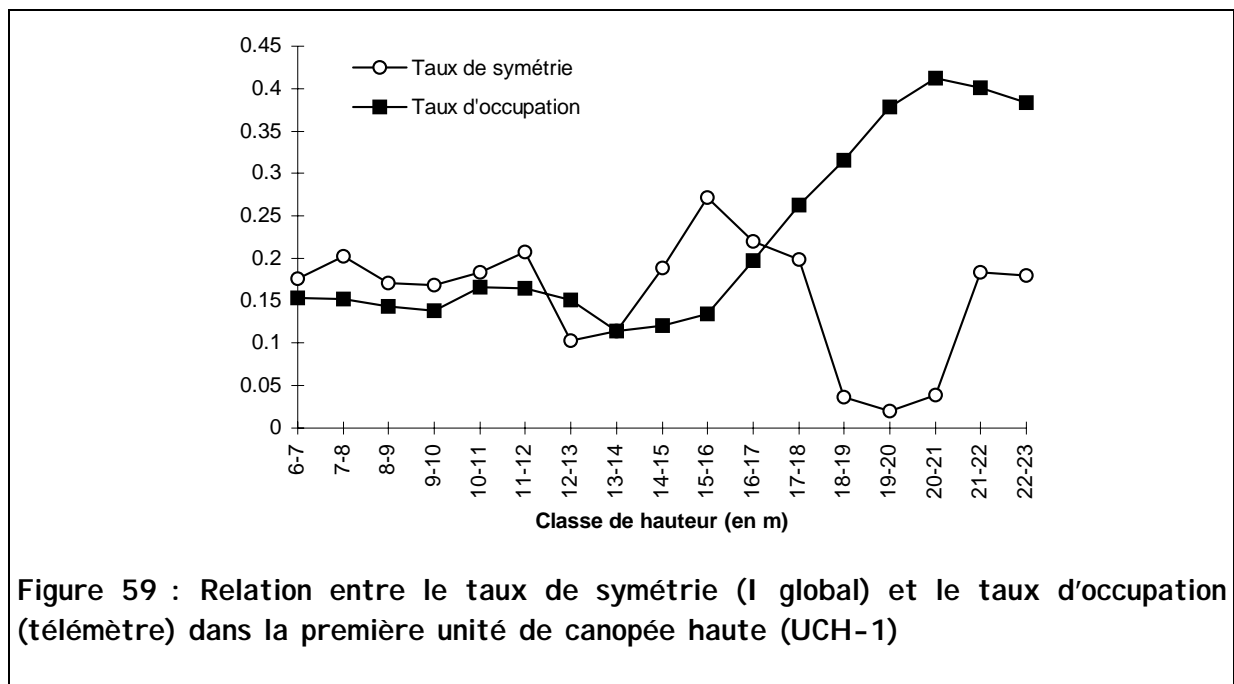
- Le contact horizontal entre une couronne et un tronc situé à proximité est une autre interaction caractéristique de l'agencement des arbres dans le volume arborescent. Cette relation de proximité, qui met en jeu un petit et un grand arbre, est impliquée directement dans l'entretien de la canopée par le phénomène de substitution (Pascal, 1995). Elle intervient statistiquement plus fréquemment sur les pentes que sur les plateaux (Pelissier, 1995) et représente une situation favorable au développement du petit arbre. Outre la protection au regard de la chute de branches ou de vols (cf. §. IV. B.1), le sol est riche en humus et le ruissellement de la pluie sur le tronc permet au jeune arbre de bénéficier des petites pluies qui n'atteignent pas le sous-bois (Pascal, 1995). La perte de symétrie qui en résulte dépend essentiellement du diamètre du tronc. S'il est de petit diamètre, les branches le contournent et la couronne se construit en respectant la symétrie axiale (Figure 57). Si le diamètre du tronc est trop important, il constitue un obstacle infranchissable et la perte de symétrie axiale intervient par une amputation de toute la partie de la couronne qui subit le contact.



- La proximité entre les individus définit l'encombrement spatial auquel est confronté une couronne d'arbre en forêt. Lorsque il est maximal tout autour de sa couronne, l'arbre reste symétrique au regard de son indice global. Au contraire, lorsque l'encombrement est hétérogène, la distribution du feuillage devient également hétérogène. Les branches confrontées au minimum d'encombrement s'allongent tandis que celles limitées par le voisinage sont élaguées plus précocement. La couronne se dilate vers le moindre encombrement et se contracte à l'opposé. L'encombrement agit en parallèle avec la distribution hétérogène des ressources lumineuses. Une branche située dans une fraction encombrée de l'espace subit en supplément la réduction énergétique due à l'obstacle. L'encombrement spatial représente la source principale de la perte de la symétrie axiale des arbres. Lorsqu'ils sont isolés de tout contact latéral, les émergents de la canopée (Young et Hubbell, 1991) ou les arbres du volume arborescent sont plus symétriques que les arbres juxtaposés. La relation entre l'encombrement spatial et la perte de la symétrie axiale peut être établie dans la première UCH de la parcelle (UCH-1) pour laquelle le profil et la projection de tous les arbres d'un diamètre compris entre 2 et 10 cm sont disponibles. La superposition des arbres classés selon leur indice global de symétrie sur la topographie de la surface arborescente inférieure est présentée à la Figure 58. Les arbres les moins symétriques sont situés préférentiellement autour des cavités (cav-02, cav-03, cav-04, cav-06 et cav-07). Ils regroupent les individus traumatisés par la création de la cavité et ceux pour lesquels la couronne est dilatée vers le minimum d'encombrement. Au contraire les arbres plus symétriques se retrouvent en majorité dans les secteurs les moins perturbés du sous-bois, c'est-à-dire entre les cavités.



En utilisant le taux d'occupation, obtenu à partir des mesures du télémètre et du Tableau3D (cf. II.C.2.b), comme un indicateur de l'encombrement spatial, la perte de la symétrie axiale des arbres (DBH=2-10 cm) est évaluée à chaque hauteur du volume arborescent dans cette UCH. La Figure 59 représente pour chaque classe de hauteur la relation entre l'indice de symétrie global des arbres qui atteignent cette hauteur et le taux d'occupation issu du Tableau 3D. La corrélation inverse entre ces deux paramètres est significative ( $R = -0,5$ ,  $P < 0,05$ ), le minimum de symétrie intervient au maximum d'occupation. La perte de la symétrie est particulièrement nette au-delà de 17 m lorsque le taux d'occupation de l'espace dépasse statistiquement 25 %.



L'écart à la symétrie axiale est une règle étendue à tous les arbres de notre échantillon. Elle apparaît lorsqu'il y a des frottements, des chutes de débris de la canopée, des pluies ou des cassures d'une partie de la couronne, des dégâts dus aux longicornes ou aux tapirs..... En résumé, tout objet vivant ou inerte qui entre en contact avec une partie du végétal est susceptible d'engendrer une perte de la symétrie axiale. Cette asymétrie peut se regrouper sous le terme d'asymétrie de contact pour définir son origine liée à une interaction continue ou temporaire. A l'opposé on appellera asymétrie de croissance, les changements de l'organisation axiale qui proviennent d'un ajustement du rapport élagage/allongement à chaque branche et qui contracte ou dilate la couronne selon la répartition locale de la lumière.

## **2. Ajustement des formes dans le temps**

A l'instant  $t$ , l'arbre occupe un volume adapté aux conditions du voisinage, c'est-à-dire l'encombrement spatial et la disponibilité des ressources. Durant sa progression dans le volume arborescent, il occupera un volume généralement situé au-dessus de lui à l'instant  $t+1$  et libérera un volume situé sous sa couronne à l'instant  $t-1$ . La somme des volumes occupés, depuis  $t=0$  jusqu'à  $t=n$ , forme le volume total occupé par une plante durant toute sa vie ou son écotope (Oldeman, 1974b).

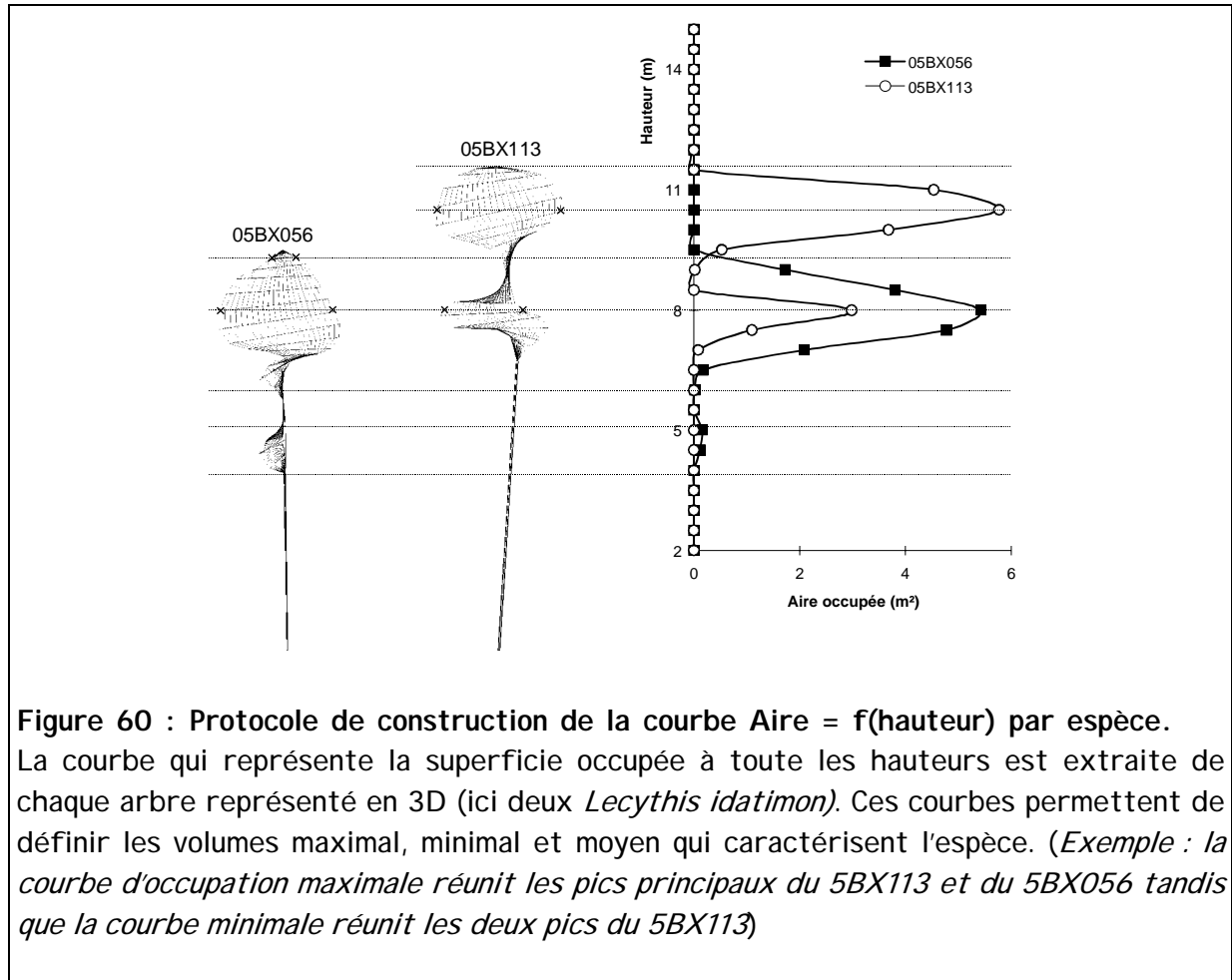
Dans un milieu sans contrainte, le modèle architectural s'exprime pleinement, c'est-à-dire que l'ensemble des méristèmes est activé, avec la même intensité, suivant les lois génétiquement figées de la morphogenèse (Oldeman, 1974a, 1974b) et la plante occupe, à l'instant  $t$ , un espace maximal. Cet espace correspond à l'espace biologique défini par Ross et Harper (1972) comme étant l'espace dans lequel une plante a accès sans limites aux ressources. Avec la croissance et le développement de la plante, l'espace biologique change de position dans le volume arborescent. L'arbre est confronté à un nouveau voisinage auquel il répond par l'ajustement de la forme et de la taille de son ensemble assimilateur. En référence à l'espace biologique j'utiliserai le terme d'écotope biologique pour désigner le volume total maximal occupé par une plante durant toute sa vie dans un milieu sans contrainte. L'écotope biologique est un volume occupé hautement improbable mais il délimite, théoriquement, le volume maximal occupé par une espèce durant toute sa vie. L'écart à l'écotope biologique, c'est-à-dire la différence entre l'écotope réalisé et l'écotope biologique reflète les contraintes exercées sur le développement de la couronne.

### **a) Progression des arbres dans le volume arborescent**

La représentation 3D d'un arbre (cf. Annexe 1 "Protocole de la construction 3D des arbres") figure le volume occupé par la couronne à l'instant de la prise de données (instant  $t$ ). Ce volume est découpé en tranches horizontales équidistantes de sorte que l'on peut tracer, pour chaque individu, la courbe qui représente l'aire occupée par la couronne selon la hauteur (Figure 60). La courbe d'occupation spatiale (Aire occupée =  $f(\text{hauteur})$ ) permet d'éliminer les effets de l'asymétrie, deux arbres de formes très différentes pourront alors occuper la même aire à chaque hauteur. Cette courbe est toujours inférieure ou égale à la courbe théorique de l'espace biologique de l'espèce à l'instant  $t$ . En superposant sur un même graphique, la courbe d'occupation spatiale de chaque individu d'une même espèce, on obtient une série de volumes occupés selon la hauteur. Cette superposition ne donne pas l'écotope biologique d'un individu mais elle représente un cas probable d'écotope. Cependant dans un milieu sans contrainte, le volume occupé à  $T+1$  est dépendant du volume occupé à  $T$ , héritant lui-même des caractéristiques de l'espace occupé à  $T-1$ ...alors que dans ces séries cumulées les surfaces occupées par chaque individu sont indépendantes entre elles. A une même hauteur, plusieurs individus d'une même espèce peuvent occuper un volume différent notamment par la perte de la symétrie axiale. En reliant les courbes de tous les individus d'une même espèce, on trace - la courbe



d'occupation maximale, qui représente le volume maximal occupé par l'espèce dans l'échantillon d'individus - la courbe d'occupation minimale - ou la courbe d'occupation moyenne qui représente la tendance de l'espèce.



- Le nombre d'espèces est restreint aux 15 les plus fréquentes qui comportent strictement plus de 5 individus dans l'intervalle 2-10 cm de DBH. Le sous échantillon représente 238 individus des 523 arbres analysés (45,5 %). Il s'agit dans l'ordre décroissant de leur fréquence de :  
*Anaxagorea dolichocarpa* (42), *Rinorea amapensis* (24), *Sandwithia guyanensis* (23), *Eperua falcata* (18), *Lecythis idatimon* (18), *Ouratea melinonii* (16), *Cassipourea guianensis* (14), *Lecythis persistens* subsp. *persistens* (14), *Eschweilera pedicellata* (14), *Amphirrhox longifolia* (12), *Crudia bracteata* (11), *Duguetia calycina* (9), *Eschweilera micrantha* (9), *Rinorea pectino-squamata* (8), *Eschweilera decolorans* (6).
- Son importance écologique, en terme d'abondance, est estimée par son rang dans le classement du nombre d'individus par espèce sur les deux inventaires : 1 ha

pour les diamètres (DBH) compris entre 2 et 10 cm et 10 ha pour les diamètres supérieurs à 10 cm.

- Son potentiel de développement, en terme d'appartenance à un des ensembles du volume arborescent, est évalué sur la Figure 61 à partir du diamètre (DBH) maximal atteint par l'espèce sur l'un ou l'autre des inventaires. Cet histogramme représente la distribution du diamètre maximum des 300 espèces d'arbres (DBH  $\geq$  2 cm) de la parcelle 5B-10B recherché sur la parcelle de 10 ha. A défaut de connaître leur potentiel en terme de hauteur maximale, la limite des ensembles arborescents est fixée par le diamètre maximal qui dissocie trois groupes d'espèces plus ou moins distinctement (DBH = 10-25 cm, 25-80 cm et  $>$  80 cm) qui sont attribués à la délimitation des ensembles arborescents inférieur, supérieur et émergent.

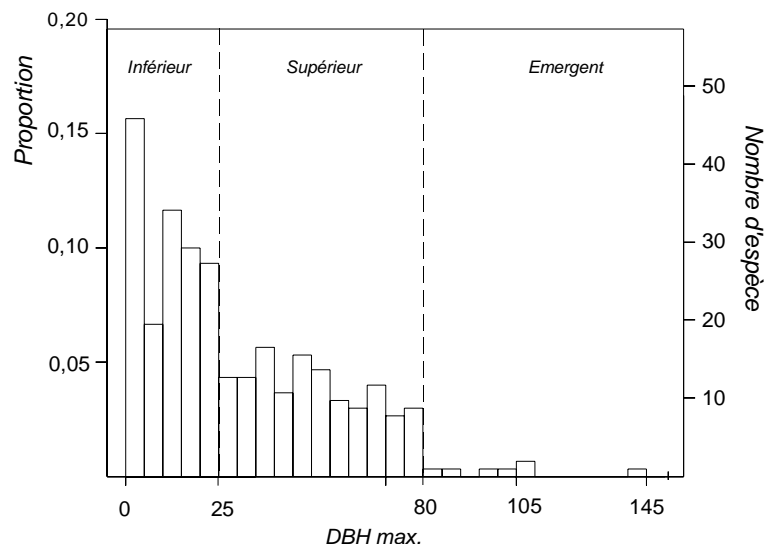
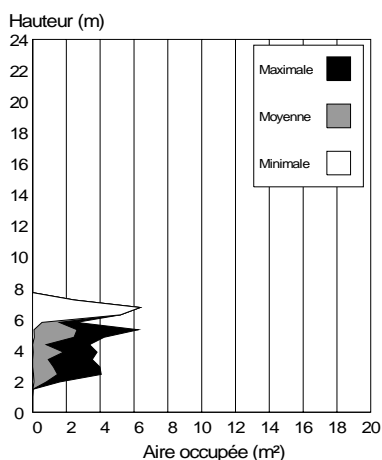


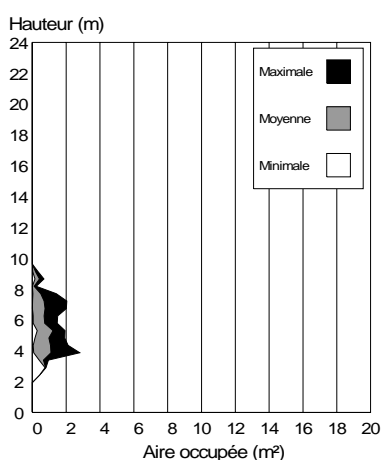
Figure 61 : Distribution du diamètre maximal des 300 espèces de la parcelle 5B-10B sur la parcelle de 10 ha et délimitation des ensembles arborescents.

- L'échantillonnage des arbres (DBH=2-10cm) restreint l'analyse à l'étude de la progression des couronnes uniquement dans l'ensemble arborescent inférieur. La courbe moyenne est utilisée pour décrire le mode spécifique de progression dans le volume arborescent. Les courbes maximale et minimale délimitent l'amplitude des variations autour de la courbe moyenne. Elles définissent la plasticité de la couronne durant sa progression. Les histogrammes et les descriptions suivent l'ordre du diamètre maximale de l'espèce dans chaque ensemble arborescent.

## (1) L'ensemble arborescent inférieur

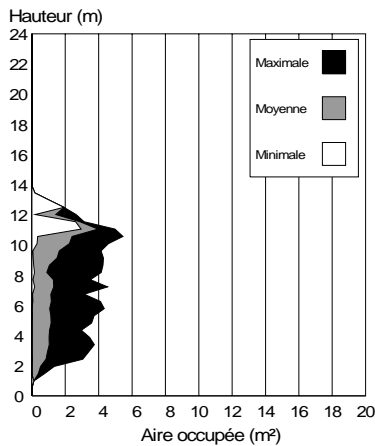


*Rinorea amapensis*, est un petit arbre qui ne dépasse pas 6 cm de DBH sur les inventaires. Elle est l'espèce la plus fréquente de l'inventaire de 1 ha (1<sup>er</sup> rang) et caractérise certains sous-bois dans lesquels elle est abonde. Les 24 individus occupent un espace limité de l'ensemble inférieur compris entre 1,5 et 7,5 m. Jusqu'à 6 m, la courbe moyenne en dent de scie rappelle la physionomie particulière de cette espèce en plateaux superposés. L'aire maximale occupée se situe à 7 m (6,3 m²) et la superposition des trois courbes indique qu'un seul individu participe à l'information au delà de 6 m. Il s'agit de l'individu préalablement cité dont la forme en disques superposés est changé au profit d'une couronne ellipsoïde. La place qu'elle occupe dans le volume arborescent est constante quelque soit la hauteur et elle représenterait l'occupation d'une couronne circulaire moyenne d'un diamètre de 2,8 m et d'une hauteur de 7,5 m.

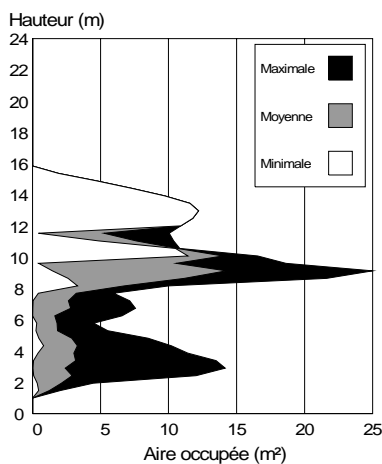


*Amphirrhox longifolia*, est au 21<sup>ème</sup> rang de l'inventaire de 1 ha et absente de celui de 10 ha. Son DBH maximal de 6 cm la place parmi les arbres du sous-bois dans la même catégorie que l'espèce précédente sans former de denses populations. La hauteur maximale est légèrement supérieure (9,5m) tandis que la place occupée reste constante et inférieure à la précédente. L'occupation moyenne de cette espèce dans le volume arborescent se représente par une couronne circulaire moyenne d'un diamètre de 1 m et d'une hauteur comprise entre 2 et 10 m.



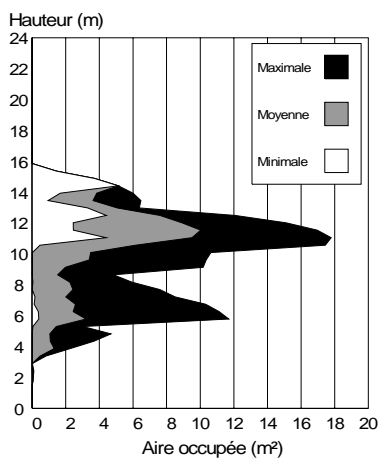


*Anaxagorea dolichocarpa*, l'espèce la plus fréquente de notre échantillon arrive en 4<sup>ème</sup> rang de l'inventaire de 1 ha et 235<sup>ème</sup> rang de celui de 10 ha. Son DBH maximal est de 11,3 cm et le volume qu'elle occupe est constant entre 1 et 14 m. L'aire maximale est faible, 5m<sup>2</sup> à 11,5 m, ce qui correspondrait à une couronne circulaire d'un diamètre maximal de 2,5 m. L'écart entre les courbes minimales et maximales indiquent une forte plasticité de la forme autour de l'axe de symétrie ( $I_{\text{global moyen}} = 0,16 \pm 0,14$ ).



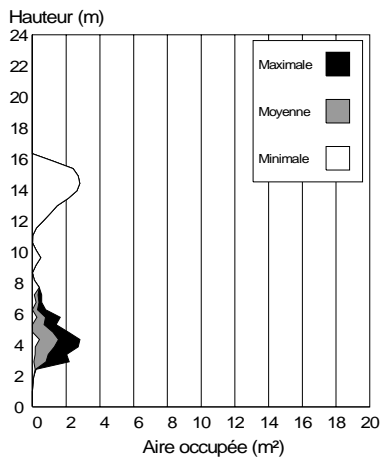
*Ouratea melinonii*, est un petit arbre (DBH max. = 13,7 cm) représenté par un seul individu dans l'inventaire de 10 ha tandis qu'il se situe au 17<sup>ème</sup> rang de celui de 1 ha. La courbe moyenne est constante entre 1,5 et 8 m. Au-delà, la couronne est très dilatée (>10 m<sup>2</sup>) mais reste homogène jusqu'à 16 m. L'aire occupée maximale à 9,5 m (26,5 m<sup>2</sup> soit une couronne circulaire d'un diamètre de 5,8 m) constitue le record de toutes les espèces observées. Le volume moyen occupé dans l'ensemble arborescent inférieur est composé d'une première phase constante de 0 à 8 m formant un cylindre d'un diamètre de 1,8 m (2,5 m<sup>2</sup>) suivie d'une deuxième phase durant laquelle la couronne

se dilate jusqu'à atteindre une superficie de 12,2 m<sup>2</sup> à 13 m du sol. L'écart entre les trois courbes indique que le volume occupé est très variable selon les individus pour une symétrie globalement élevée ( $I_{\text{global moyen}} = 0,29 \pm 0,17$ ).

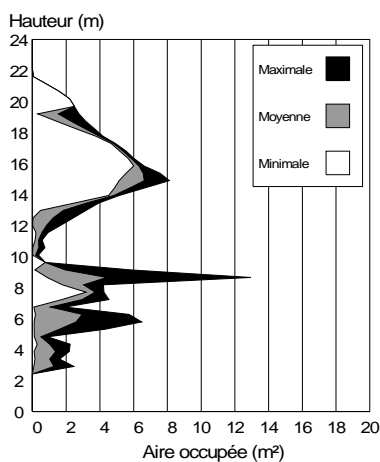


*Sandwithia guyanensis* (DBH max. = 17,5 cm) est très fréquente sur la parcelle de 1 ha (2<sup>ème</sup> rang) et rare sur celle de 10 ha (222<sup>ème</sup> rang avec 4 individus). Sur notre échantillon elle occupe une hauteur comprise entre 3 et 16 m et un maximum d'occupation à 11,5 m (5-18 m<sup>2</sup>). La place de cette espèce dans le volume arborescent est très comparable à *Ouratea melinonii*. Jusqu'à 10 m, la courbe moyenne est constante et forme un petit cylindre d'un diamètre de 2 m (3,2 m<sup>2</sup>) à 6 m du sol. Au-delà, la couronne est très dilatée dans le plan horizontal et atteint un maximum de 17,8 m<sup>2</sup> à 11 m du sol ce qui représenterait une couronne circulaire d'un diamètre de

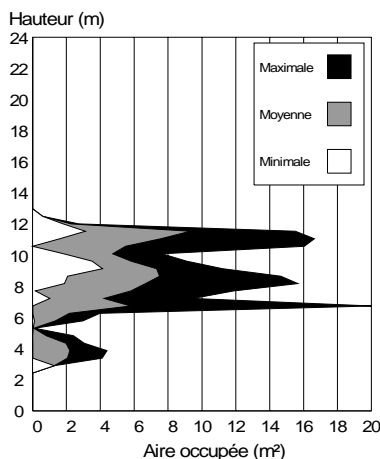
4,8 m.



*Duguetia calycina*, est un petit arbre (DBH max=17,8 cm) peu fréquent sur les parcelles de 10 ha (60<sup>ème</sup> rang) et de 1 ha (23<sup>ème</sup> rang). Son occupation dans le volume arborescent est constant entre 1 et 17 m si on retient le seul individu au-delà de 11 m ayant une couronne d'un diamètre de 1,9 m (2,8 m<sup>2</sup>) à 15 m. Sa distribution sur la parcelle 5B-10B se restreint aux 150 premiers mètres, soit les UCH-1 et UCH-2, ce qui semblerait indiquer que cette espèce apparaît dans les forêts hautes et organisées.

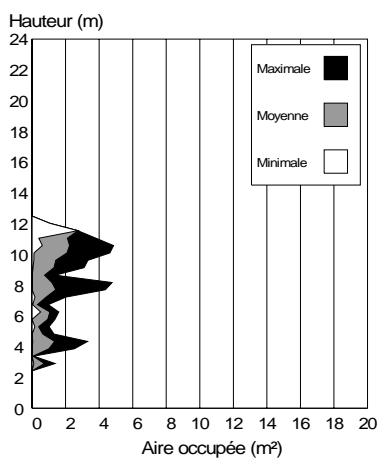


*Cassipourea guianensis* (DBH max. = 21,3 cm), est fréquente dans les deux échantillons (8<sup>ème</sup> rang sur 1 ha et 18<sup>ème</sup> rang sur 10 ha). La progression dans l'ensemble inférieur s'étage entre 3 et 20 m. Le nombre insuffisant d'individus se fait ressentir à 10 m. Globalement, la place occupée par cette espèce augmente progressivement avec sa hauteur dans l'ensemble inférieur depuis une aire de 1,3 m<sup>2</sup> à 2 m du sol jusqu'à seulement 6 m<sup>2</sup> à 15 m.

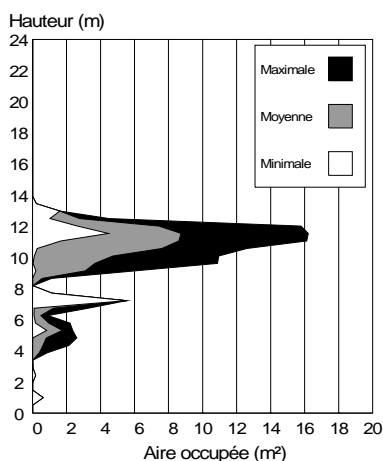


*Rinorea pectino-squamata* (DBH max. = 23,6 cm) est mieux représentée dans l'inventaire de 1 ha (12<sup>ème</sup> rang) que dans celui de 10 ha (29<sup>ème</sup> rang). Les courbes sont comprises entre 3 et 13 m et progressent constamment jusqu'à un maximum de 9,3 m<sup>2</sup> sur la courbe moyenne, soit une couronne d'un diamètre de 3,4 m à 12 m et 20,6 m<sup>2</sup> (couronne de = 5,1 m) à 7 m sur la courbe maximale. Cependant l'amplitude entre les courbes est maximale au-dessus de cette hauteur ce qui indique une grande plasticité de la couronne pour une faible variance de la symétrie axiale ( $I_{\text{global moyen}} = 0,13 \pm 0,08$ ).

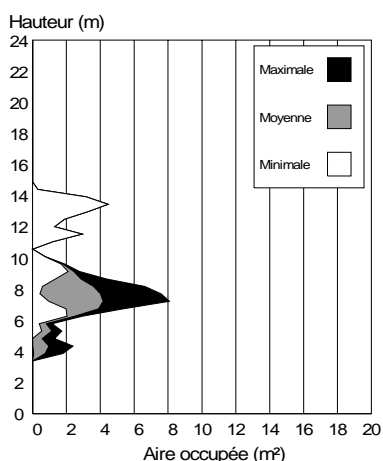
## (2) L'ensemble arborescent supérieur



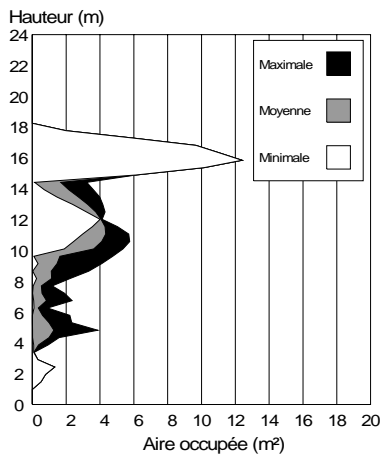
*Eschweilera pedicellata* est nettement plus abondante sur l'inventaire de 1 ha (7<sup>ème</sup> rang) que sur 10 ha (111<sup>ème</sup> rang). Cependant son DBH maximal de 29,6 cm en fait une espèce du bas de l'ensemble arborescent supérieur. Sa progression dans l'ensemble inférieur s'étage entre 2,5 et 12,5 m et la courbe moyenne est constante représentant un cylindre d'un diamètre maximale de 1,8 m à 12 m du sol. Les variations de l'indice de symétrie autour de la valeur moyenne ( $I_{\text{global moyen}} = 0,14 \pm 0,11$ ) révèlent une couronne plastique.



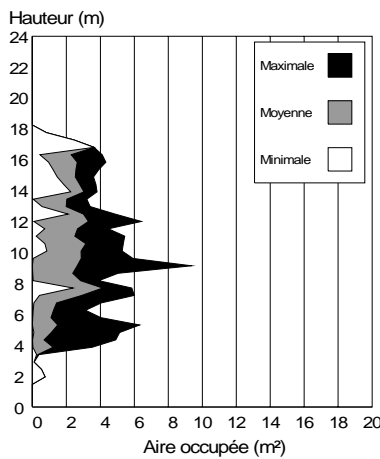
*Crudia bracteata* (DBH max. = 31,5 cm) est commun sur les deux parcelles (6<sup>ème</sup> rang sur 1 ha et 7<sup>ème</sup> de 10 ha). La place occupée dans le volume arborescent augmente constamment avec la hauteur depuis une aire insignifiante entre 0 et 4 m du sol jusqu'à une aire maximale de 10,9 m², soit une couronne d'un diamètre de 3,7 m à 10,5 m.



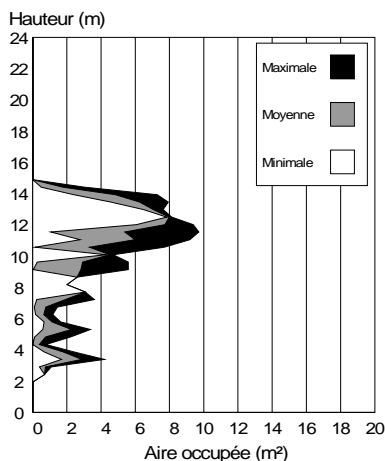
*Eschweilera decolorans* est un grand arbre de l'ensemble arborescent supérieur (DBH max. = 49 cm) relativement peu fréquent sur les deux parcelles (36<sup>ème</sup> rang sur 1 ha et 37<sup>ème</sup> rang sur 10 ha). Les courbes sont marquées par le nombre insuffisant d'individus et montre cependant une augmentation de l'aire occupée avec la hauteur dans le volume arborescent jusqu'à atteindre un maximum de 8 m² à 7,5 m. Au-delà de cette limite, un seul arbre occupe un volume constant pour une couronne circulaire de 2,3 m de diamètre à 14 m.



*Lecythis persistens* subsp. *persistens* est fréquent sur les deux inventaires (5<sup>ème</sup> rang de 1 ha et 3<sup>ème</sup> rang de 10 ha). Les courbes d'occupation spatiale s'étendent de 1,5 à 15 m dans notre échantillon, réalisant un maximum d'occupation de 5,7 m<sup>2</sup> à 11 m. La courbe moyenne augmente progressivement jusqu'à 13-14 m. Un seul individu se trouve au-dessus et sa couronne à une superficie maximale de 12,4 m<sup>2</sup> à 16 m soit un diamètre de 4 m.

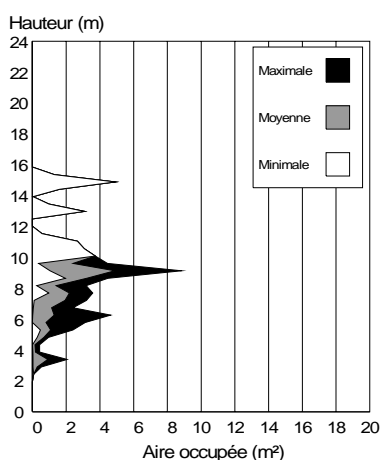


*Lecythis idatimon* est également fréquente dans les deux inventaires (3<sup>ème</sup> rang de 1 ha et 2<sup>ème</sup> sur 10 ha). Elle est très comparable à l'espèce précédente tant par ses caractères morphologiques, son abondance ou son DBH maximal de 60 cm. La progression dans l'ensemble inférieur est cependant différente. La courbe moyenne progresse constamment jusqu'à 8 m et reste constante au-delà formant un cylindre d'un diamètre de 2 m environ



*Eschweilera micrantha* (DBH max. = 65 cm) est commune sur l'inventaire de 10 ha (5<sup>ème</sup> rang) et au 13<sup>ème</sup> rang sur 1 ha. La courbe moyenne est constante jusqu'à une hauteur de 10 m formant un cylindre de 2 m de diamètre puis se dilate pour occuper un espace maximal de 8m<sup>2</sup> à 13 m, soit une couronne de 3,2 m de diamètre. L'évolution parallèle des trois courbes indique une faible plasticité de la couronne qui respecte, en moyenne, la symétrie axiale ( $I_{\text{global}} = 0,2, \pm 0,1$ ) durant toute cette partie de sa progression.

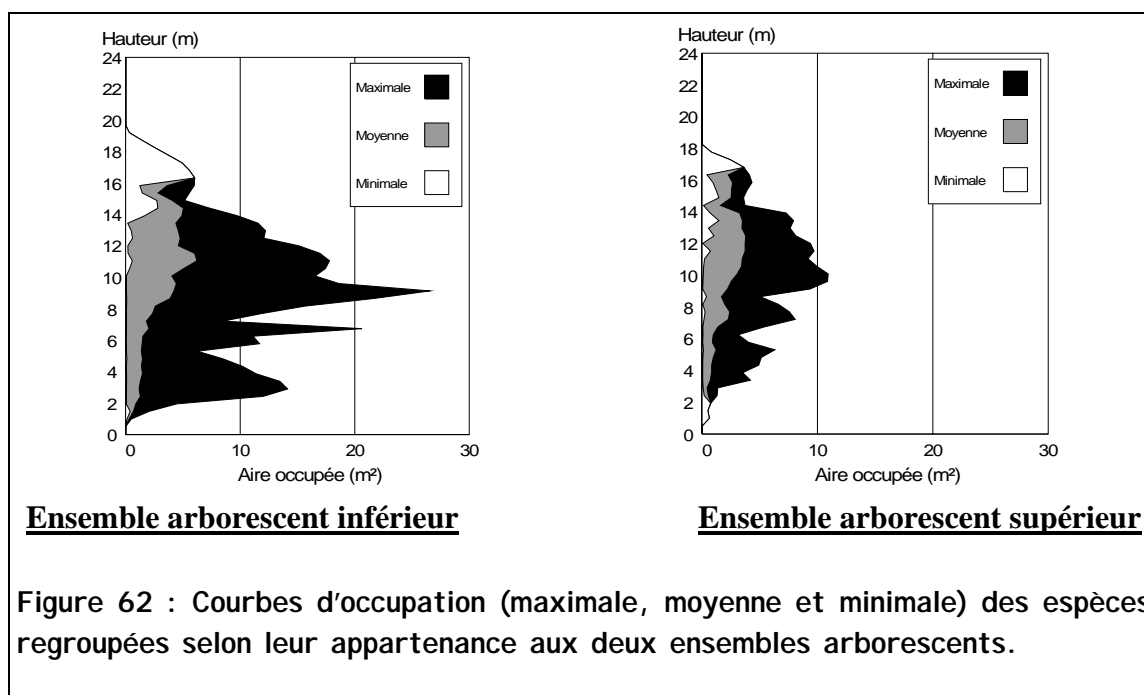
### (3) L'ensemble arborescent émergent



*Eperua falcata*, est l'espèce la plus commune de la parcelle de 10 ha, alors qu'elle se situe au 10<sup>ème</sup> rang de la parcelle de 1 ha. Son DBH maximal de 107,6 cm en fait un des plus gros troncs des parcelles de Saint Elie (7<sup>ème</sup> plus gros diamètre, le diamètre maximale est de 145 cm pour *Pradosia cochlearia*) et parmi les plus grands émergents. L'aire occupée progresse avec la hauteur jusqu'à 8 m environ (1-3,5 m<sup>2</sup>) puis varie constamment entre 9 et 17 m autour de 5 m<sup>2</sup> environ, aire occupée par les plateaux superposés de deux individus d'un diamètre moyen de 2,5 m. La forme est particulière, elle est marquée par une augmentation régulière de l'occupation suivi d'une

progression cylindrique.

Des différences apparaissent entre le taux maximal d'occupation des espèces appartenant à l'ensemble arborescent inférieur et supérieur. Ces dernières occupent un espace restreint du volume arborescent n'excédant jamais 12 m<sup>2</sup> (*Crudia bracteata*) de superficie tandis que les premières réalisent un maximum de 26,5 m<sup>2</sup> (*Ouratea melinonii*) avec plusieurs représentants dépassant 20 m<sup>2</sup> de superficie occupée. Ces différences se retrouvent sur les courbes d'occupation regroupant les individus non plus selon leur espèce mais selon leur appartenance aux deux ensembles arborescents (Figure 62).



Les courbes moyennes diffèrent peu alors que la courbe d'occupation maximale met en évidence une différence fondamentale dans la dilatation de la couronne autour de l'axe de

symétrie. Les espèces qui appartiennent à l'ensemble arborescent inférieur occupent plus intensément l'espace. Cependant, la dilatation n'est pas systématique et, les petites Violaceae du sous-bois (*Rinorea amapensis* et *Amphirrhox longifolia*) ou les Annonaceae (*Anaxagorea dolichocarpa* et *Duguetia calycina*) occupent un volume invariable depuis le sol. Leur occupation prend la forme d'un cylindre. Au contraire, lorsqu'il y a une dilatation de la couronne, elle intervient progressivement en fonction de la hauteur (*Cassipourea guianensis* et *Rinorea pectino-squamata*) ou après une première phase d'exploration cylindrique (*Ouratea melinonii* et *Sandwithia guyanensis*) qui se termine généralement aux alentours de 11-12 m. La progression adopte respectivement la forme d'un cône inversé ou d'un cylindre évasé au sommet.

Les arbres qui appartiennent aux ensembles arborescents supérieurs sont en phase d'exploration dans l'ensemble inférieur et leur progression occupe un espace constant et cylindrique (*Eschweilera pedicellata*, *Lecythis idatimon* ou *Eperua falcata*). Les autres espèces ont une progression constante dans l'ensemble arborescent inférieur. La forme qu'elles occupent est un cône inversé. Ces formes restent comparativement moins dilatées dans le plan horizontal que les arbres appartenant à l'ensemble arborescent inférieur.

A travers ces quelques exemples, la progression des arbres dans l'ensemble inférieur peut se dissocier en deux volumes géométriques simples, le cylindre et le cône inversé<sup>9</sup>. Il est intéressant de remarquer la concordance entre les formes géométriques occupées durant la progression et celles définies dans la symétrie axiale. Les couronnes sont décrites autour du dôme (un cône lorsque  $b \cong 1$ ) et du cylindre ( $b > 1$ ) et leur progression reproduit les mêmes caractéristiques. Cependant, la corrélation est inexacte, une série de couronne ellipsoïde peut conduire à une progression cylindrique (ex : *Anaxagorea dolichocarpa*) ou conique (*Ouratea melinonii*) et une suite de couronne cylindrique conduit, dans certains cas, à une progression conique (*Crudia bracteata*) ou cylindrique (*Eperua falcata*).

#### b) Les contraintes à la progression = le volume d'exclusion

Situé dans une cavité du volume arborescent, l'arbre progresse sans encombre selon sa propre vitesse de croissance et les ressources disponibles. Il réalise à chaque étape une forme en harmonie avec les conditions de son entourage et sa progression verticale est permanente. S'il se situe en périphérie de la cavité ou s'il rejoint sa hauteur de référence dans une UCH, il a une forte probabilité de rencontrer, au cours de sa progression, une couronne qui lui est sus-jacente. Si les arbres ont en forêt des vitesses de croissance verticale différentes alors par le jeu de ces différences, un petit individu à croissance rapide peut être confronté à la couronne d'un plus grand arbre à croissance verticale plus lente, voire très faible s'il a atteint sa hauteur de référence. Dans cette situation, trois possibilités lui sont offertes : contourner la couronne, la traverser ou ralentir son propre développement vertical. Sur les 523 individus de l'échantillon initial ou au travers d'observations ponctuelles aucune pénétration verticale de deux couronnes n'a été observé. Une fois

---

<sup>9</sup> le cylindre évasé au sommet est considéré comme la succession d'une progression cylindrique puis conique

encore, les couronnes s'ajustent ou s'emboîtent mais ne s'enchevêtrent pas. En revanche, cette relation est asymétrique, c'est-à-dire que l'arbre inférieur subit seul l'influence de l'arbre supérieur. Alexandre (1984) émet l'hypothèse de l'existence d'un volume d'exclusion sous la couronne des arbres dans lequel les conditions énergétiques seraient défavorables à la progression verticale des arbres sous-jacents. Il note : « *When the crown of a growing tree reaches the exclusion volume either its growth must stop or its crown must bend. Thus, by virtue of their location, the upper trees control location of the lower ones and these in turn control the location of those still lower.* ». La courbure de l'axe n'a été nettement observée que sur un *Crudia bracteata* dont le modèle architectural de Troll permet une légère déviation de l'axe vertical. Dans les autres cas, l'axe de symétrie impose une progression verticale stricte qui minimise les voies de circulation. En définitif, les arbres ne traversent ni ne contournent ceux qui leur sont supérieur et la troisième hypothèse initiale, c'est-à-dire un ralentissement ou un arrêt de leur croissance verticale, est, par défaut, la plus probable. L'arbre supérieur impose sa vitesse de progression à ceux situés immédiatement sous lui. Cette hiérarchie est dépendante uniquement de la hauteur. Un arbre de l'avenir exerce une contrainte à la progression des arbres plus petits de la même façon qu'un arbre de l'ensemble arborescent inférieur bloque la progression d'un arbre qui rejoint l'ensemble arborescent supérieur. La dynamique du volume arborescent est gouvernée par une hiérarchie descendante unilatérale dictée par les gradients énergétiques et l'absorption de chaque ensemble assimilateur comme le notent Iwasa et al. (1984) : « *Since the light environment of a tree depends on the height of the surrounding trees which, if taller, can shade it, the problem is not a simple optimization but a noncooperative game in which each tree is a player which optimizes its strategy given other players' strategies.* ».

La proximité verticale entre deux couronnes aboutit parfois à la sénescence de la partie sommitale et du bourgeon terminal. Une série de relais de croissance est émise dans le prolongement du tronc qui subiront, à leur tour, l'influence du volume d'exclusion. Cependant dans la plupart des cas, l'effet de la proximité s'établit avant qu'il n'y ait un véritable contact entre les couronnes. Le volume d'exclusion apparaît donc comme un inhibiteur "à distance" de l'activité méristématique. Tant que des mesures précises (nombre et taille des entre-noeuds, survie des méristèmes...) ne sont pas disponibles, seules des hypothèses peuvent être posées sur l'origine et l'action du volume d'exclusion des arbres en forêt. Parmi elles, la réduction énergétique (diminution de l'irradiance) et l'altération du spectre lumineux transmis par l'ensemble assimilateur de l'arbre supérieur semblent de plus en plus impliquées par les biologistes dans une modification profonde de la croissance et du développement de l'arbre inférieur.

- Le volume d'exclusion et la réduction énergétique. Doley et al. (1988) montrent que la quantité d'énergie transmise par une feuille, exprimée en mole par m<sup>2</sup> et par jour, diminue de 80 % (40 à 8 mole.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>) selon qu'elle est mesurée en haut de la couronne d'un *Argyrodendron perlatum* de 32 m ou 2 m en dessous. Chazdon et al. (1988) démontrent que l'énergie incidente mesurée directement sur les feuilles de cinq espèces de *Piper* (P.

*amalago*, *P. auritum* ; *P. aequale* ; *P. lapathifolium* ; *P. hispidum*) varie quotidiennement de 26 % en pleine lumière à 79 % pour les individus du sous-bois et que ces variations sont toujours de 2 à 10 fois supérieures à celles enregistrées par des capteurs situés à proximité des couronnes. La différence de quantité de lumière mesurée sous une couronne de palmier ou une Cyclanthaceae terrestre du sous-bois et en dehors de la couronne est plus significative pour la lumière indirecte (1.3 % contre 2.9 %) que pour la lumière directe (1.2 contre 1.8 %, Denslow et *al.*, 1991). Par ailleurs, dans le sous-bois 90 % du rayonnement actif est, d'un point de vue énergétique, inférieur à  $25 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Chazdon et *al.*, 1988 ; Torquebiau, 1988 ; Turnbull et Yates, 1993 ; Chazdon et *al.*, 1996). L'absorption de l'ensemble assimilateur réduit cette quantité sous la limite critique du point de compensation de plusieurs espèces d'arbres. En effet, si le point de compensation des plantes herbacées adaptées au sous-bois varie entre 1 et  $10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Blanc, 1989), les arbres ont un point de compensation plus élevé ( $10$  et  $12 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour *Minquartia guianensis* et *Carapa guianensis*, Fetcher et *al.*, 1985). En Australie, Turnbull (1991) montre que le point de compensation est indépendant de la tolérance de l'espèce à la lumière. Six espèces subtropicales, représentant trois stades consécutifs de la succession forestière : (1) héliophile stricte (*Omalanthus populifolius* et *Solanum aviculare*) - (2) tolérante à l'ombre (*Duboisia myoporoides* et *Euodia micrococca*) - (3) arbre forestier > à 40 m (*Acmena ingens*, *Argyrodendron actinophyllum*) ont un point de compensation voisin de  $20 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , leur conférant une balance carbonée positive au-delà de 1 % de la lumière incidente solaire quelque soit leur statut. Dans un milieu faiblement énergétique, tel que le sous-bois, la réduction d'irradiance provoquée par l'absorption d'un ensemble assimilateur se transmet à l'arbre sous-jacent par un déséquilibre de sa balance carbonée et une réduction de sa croissance. Dans cette hypothèse, le volume d'exclusion peut s'exprimer comme une différence entre l'énergie disponible immédiatement sous la couronne et à proximité. Il se délimite par la fraction de l'espace, sous la couronne, dans laquelle la quantité d'énergie disponible est inférieure au point de compensation de l'arbre situé à proximité. L'exclusion serait donc relative à la fois aux propriétés photosynthétiques de l'espèce "maître" et de l'espèce "esclave".

- L'altération du spectre lumineux. La réduction de l'irradiance sous la couronne d'un arbre n'est pas linéaire sur l'ensemble du spectre (cf. Figure 1) et la qualité lumineuse peut également être impliquée dans le volume d'exclusion des arbres en sous-bois. Les variations spectrales de la lumière sont considérées comme un facteur responsable d'une modification profonde du développement et de la croissance des plantes. Les grandes longueur d'onde, et tout particulièrement le rapport de l'irradiance dans le Rouge sombre/Rouge lointain (R:FR) est un signal perceptible à distance<sup>10</sup> par le phytochrome des plantes. Immédiatement sous la couronne, le ratio d'ombrage est très faible, le rayonnement provient intégralement de la lumière transmise à travers l'ensemble assimilateur. La lumière mesurée immédiatement sous une feuille de tek représente seulement 3 % de l'énergie incidente et le rapport R:FR est de 0,09 (Lee, 1989). Une

<sup>10</sup> Smith et al. (1990) montrent que les plants de tabac et de moutarde détectent les variations du R :FR à plus de 30 cm

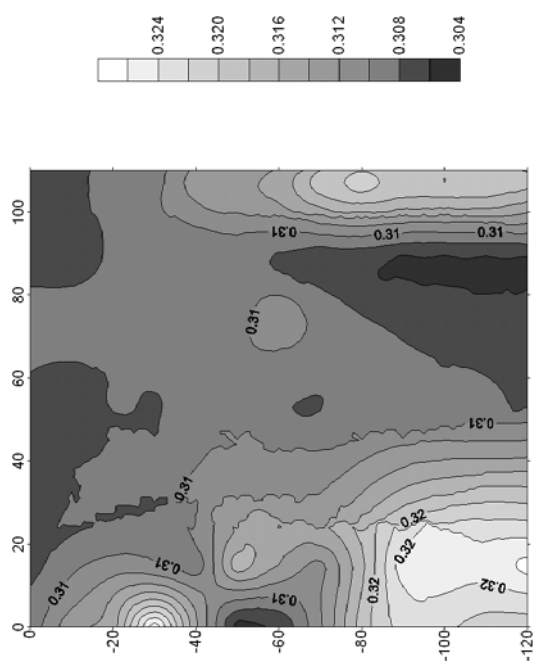
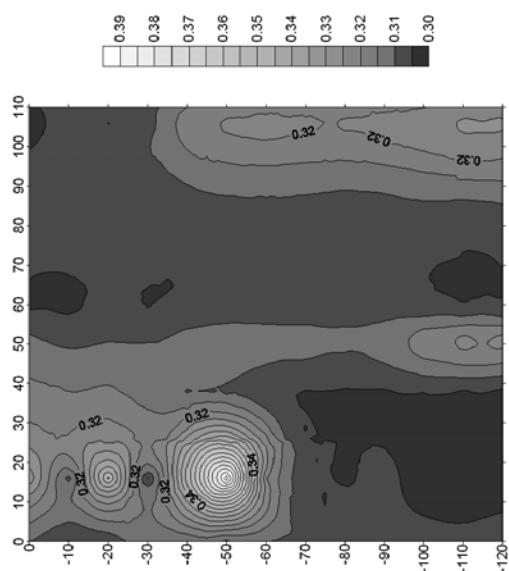


feuille de *Bursera simaruba* diminue, à la Selva, le ratio d'ombrage de 1,28 en plein soleil à 0,12 immédiatement dessous (Lee, 1987). A mesure que l'on s'éloigne de l'ensemble assimilateur, ce rayonnement s'enrichit dans le PAR de la lumière diffuse latérale et le ratio d'ombrage suit proportionnellement l'augmentation de l'irradiance (Lee, loc. Cit.).

A l'aide d'un spectroradiomètre de terrain<sup>11</sup> (prêté par M. Théry, CNRS, URA 1183), nous avons mesuré en compagnie de M.F. Prévost, par ciel bleu et ensoleillé, l'irradiance du spectre lumineux (300-800 nm), sous la couronne de deux *Rinorea amapensis*. Cette espèce est choisie pour la physionomie, en plateau, de sa couronne qui permet de suivre les modifications du spectre dans une seule direction (verticale). En effet, le plateau permet de considérer l'ensemble assimilateur comme une surface horizontale, plane et continue, sous laquelle les variations de l'ombrage sont enregistrées. Les individus sont choisis isolés, ayant un plateau bien développé et le plus symétrique. Le spectre lumineux est mesuré tous les 10 cm selon l'axe vertical jusqu'à une profondeur de 120 cm sous la couronne. Le déplacement de l'appareil selon l'axe horizontal est moins régulier, il suit l'axe principal de la branche (A<sub>2</sub>) et les ramifications d'ordre supérieur servent de points de repères pour aligner les mesures verticales. La position de chaque point d'enregistrement est mesurée sur une photographie prise sous la couronne. Les données obtenues forment un maillage ou une grille dont la maille verticale est fixe (13 points tous les 10 cm entre 0 et 120 cm) et la maille horizontale variable. Malheureusement, un mauvais calibrage lors de la manipulation rend inexploitable les mesures énergétiques dans le PAR. La courbe est décalée sur l'échelle d'énergie de sorte que seule les rapports relatifs entre les longueurs d'onde peuvent être analysés. Le rapport R:FR est calculé par le ratio de la somme de l'irradiance entre 655 et 665 nm sur la somme de l'irradiance entre 725 et 735 nm. La représentation cartographique de cette grille montre l'évolution du rapport d'ombrage sous l'influence de la couronne. Les deux individus provoquent un ombrage de même forme en dépit de leur intensité différente (Figure 63). L'ombre suit un gradient du haut vers le bas et du centre vers la périphérie de l'espace immédiatement situé sous le feuillage. A proximité du tronc, sous le minimum de feuillage et en périphérie de la couronne, l'ombrage diminue par un enrichissement en lumière diffuse.

---

<sup>11</sup> Spectroradiomètre à fibre optique (PS-1000, Ocean Optics, gamme 300-800 nm avec une résolution d'1 nm). Capteur (Cs-1-Ocean optics cosine) à correction angulaire pour une réponse indépendante de l'angle. Réponse énergétique calibrée avec une source d'émission optique (Licor, LI -1800-02).

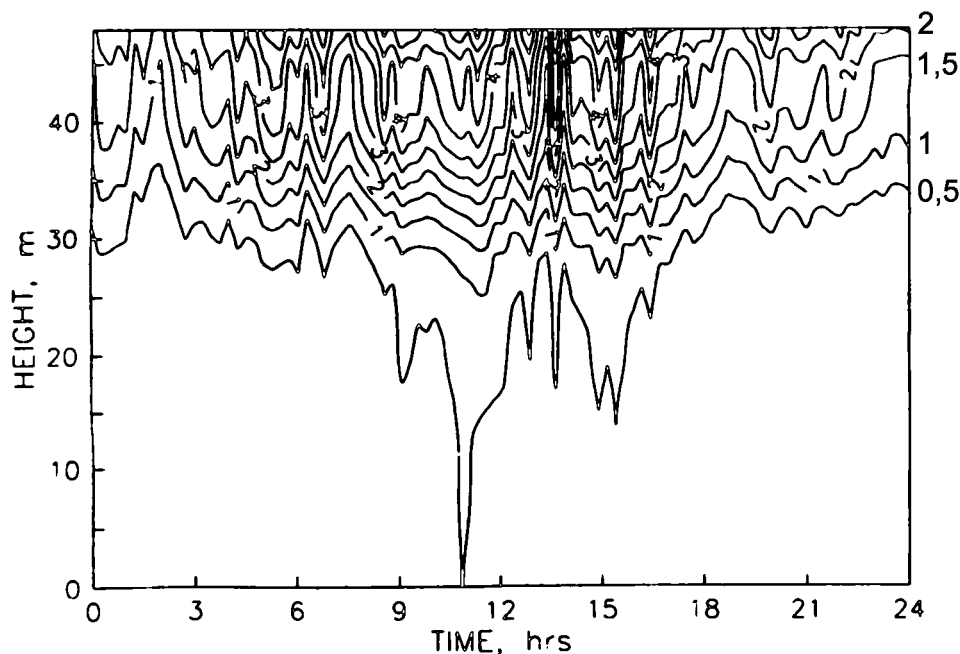


**Figure 63 : Cartographie de l'ombrage rouge (R : FR) sous le disque foliaire de deux *Rinonea amapensis*.**  
 La carte de l'ombre est réalisée sous la couronne de deux individus isolés. La position des colonnes sur la grille est représentée par des points sur la photographie vue du dessus et chaque colonne comporte 13 points de mesure tous les 10 cm entre 0 et -120 cm.

L'action de l'ombrage sur la croissance et le développement des plantes est largement admis. La plupart des auteurs ont démontré une relation positive entre l'augmentation de l'ombrage, c'est-à-dire la diminution du ratio R:FR, et la dormance des graines (Bell, 1993 ; Haeussler et Tappeiner, 1993) ou l'allongement des entre-nœuds (Morgan et *al.*, 1983 ; Assmann, 1992 ; Hoad et Leakey, 1994) chez des espèces héliophiles généralement herbacées. A l'inverse, Novoplansky et *al.* (1990) montrent que les germinations de *Portulaca oleracea* se développent significativement vers la zone de plus faible ombrage. Par ailleurs, Turnbull (1991) enregistre une diminution de l'activité photosynthétique et de la respiration avec l'augmentation de l'ombrage chez six espèces australiennes ayant une tolérance différente à la lumière (cf. précédent), Kwesiga et Grace (1986) observent une augmentation de cette activité chez les stades jeunes des arbres forestiers tandis que Kitajima (1994) mesure cette augmentation chez trois espèces intolérantes à l'ombre et aucune conséquence directe du rapport R:FR. sur les échanges gazeux ou la croissance générale de 10 espèces forestières tropicales de Barro Colorado. Ces résultats inconsistants masquent un complexe de corrélation qui intervient à différents niveaux de la morphogénèse. Robin et *al.* (1994) montrent qu'une lumière enrichie en rouge lointain appliquée à l'extrémité du bourgeon apical provoque un retard dans l'apparition des bourgeons axillaires chez *Trifolium repens*. Arnone et Korner (1993) dans une étude portant sur le *Ricinus communis* concluent que dans un milieu riche en CO<sub>2</sub>, l'ombrage réduit le développement de la plante indépendamment de la réduction dans le PAR. Hoad et Leakey (1994) n'observent aucun changement dans le poids de la matière sèche chez *Eucalyptus grandis* soumis à différents ombrages mais une répartition différente de la matière sous un faible R:FR - (1) diminution de la matière sèche des feuilles au profit du bois et augmentation de la taille de l'arbre sous un faible R:FR - (2) augmentation de la surface des feuilles - (3) diminution de l'activité photosynthétique calculé par unité de surface ou augmentation de cette activité par unité de chlorophylle - (4) diminution de la transpiration, de la conductance stomacale et plus généralement de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ces changements d'allocation de ressources ont par ailleurs été observés chez les plantes maritimes soumises à un changement graduel du spectre lumineux en fonction de la profondeur (Rose et Durako, 1994). L'action de ces modifications spectrales sur la croissance et le développement des plantes est encore imparfaitement connue pour établir les conséquences d'une diminution du ratio R:FR en sous-bois forestier (Turnbull, 1991). Cependant, il est certain que ce rapport intervienne dans différents aspects du développement (morphologique, anatomique et physiologique) des plantes et que son action soit différente selon l'intensité de l'irradiance (Smith, 1982 ; Kitajima, 1994). Dans cette hypothèse, le volume d'exclusion s'exprimerait vis-à-vis de la différence entre les très faibles valeurs du ratio R :FR immédiatement sous la couronnes et les faibles valeurs de ce rapport à proximité. En sous-bois, la réduction de l'irradiance et du ratio d'ombrage délimitent ensemble un volume dans lequel les ressources énergétiques seraient à la fois moins propices à l'accumulation de la matière carbonée et responsables d'une modification de la morphogénèse.

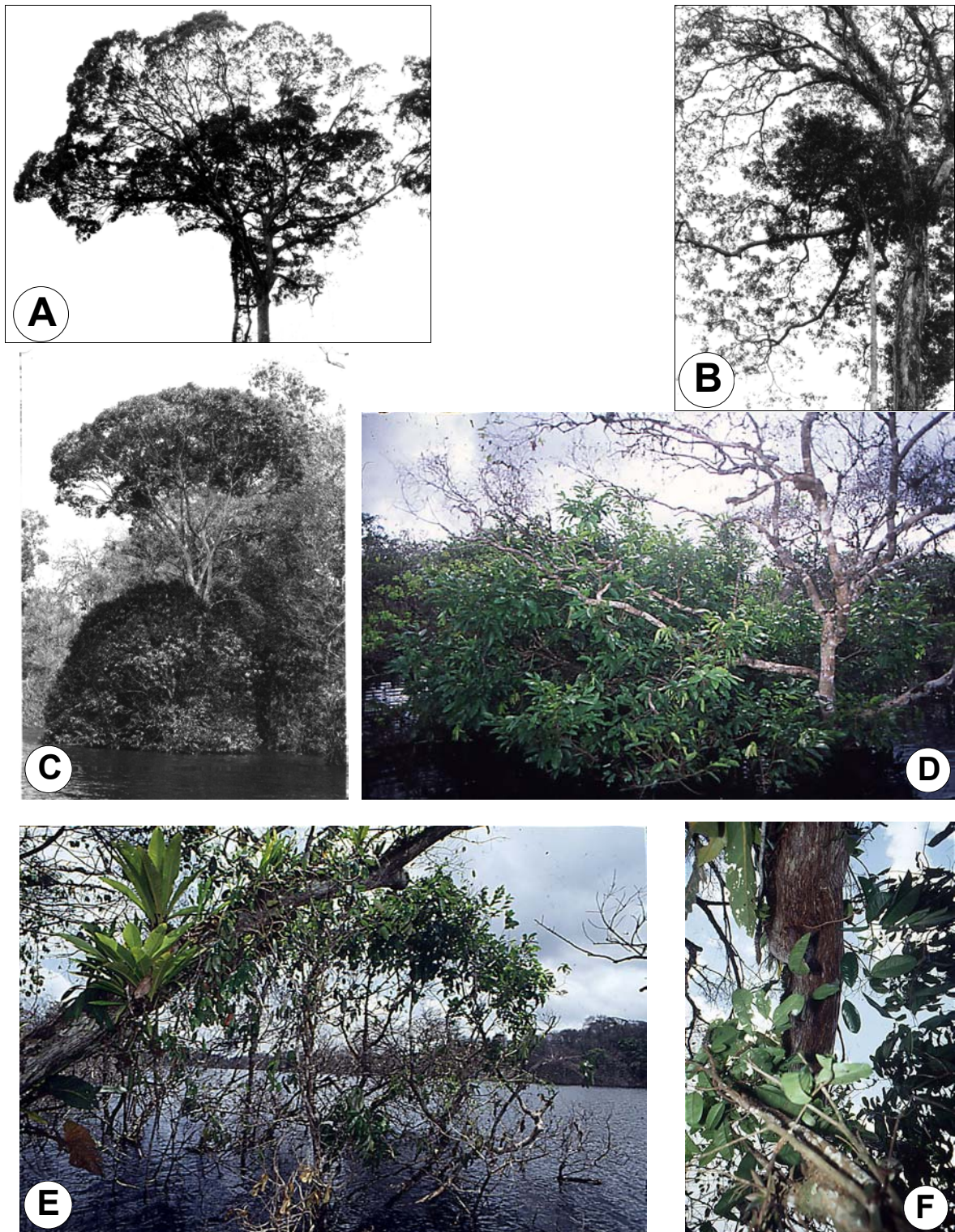
Ce pose le problème de l'existence du volume d'exclusion dans la canopée ou tout autre milieu ouvert dans lequel les conditions énergétiques sont maximales. La réduction et l'altération de la lumière immédiatement sous l'ensemble assimilateur sont moins sensibles et le centre de la couronne s'enrichit de la lumière latérale. Dans la canopée, l'intégration de deux couronnes est apparue très nettement à plusieurs reprises. En bordure de la Piste de Saint Elie, une Mimosaceae, *Ormosia sp.*, est parfaitement intégrée à l'intérieur de la couronne d'une Humiriaceae (Figure 65a). La Mimosaceae occupe alors l'espace généralement attribué aux grandes hémipiphytes (*Clusia sp. pl.*, *Coussapoa sp. pl.*, *Ficus nymphaeifolia*, *Philodendron solimoesense*, *P. goeldii*). Ce cas reste exceptionnel et le volume d'exclusion, c'est-à-dire la limite individuelle de la couronne, est rarement franchie lorsque deux arbres sont en contact vertical. L'existence du volume d'exclusion sous les arbres de la canopée implique la responsabilité de facteurs physiques différents.

Les arbres qui forment la canopée ont une allométrie taille/diamètre déséquilibrée au profit de la taille (Holbrook et Putz, 1989). Poussant dans des sites denses de plantes de taille similaire, ils "surmontent" leur voisin en allouant relativement plus de bois pour la croissance en hauteur que pour l'accroissement de la circonférence. Ce déséquilibre est responsable d'une flexibilité du tronc et d'une élasticité de l'arbre durant les rafales de vent. Les masses d'aires s'engouffrent dans le relief de la surface de la canopée (Figure 64).



**Figure 64 : Circulation quotidienne et vitesses des masses d'air dans la canopée d'une forêt tempérée décidue à l'Est des Etats-Unis (d'après Parker, 1995).** (Remarque : les courbes de niveau délimitent des vitesses de 0,5 m.s-1)





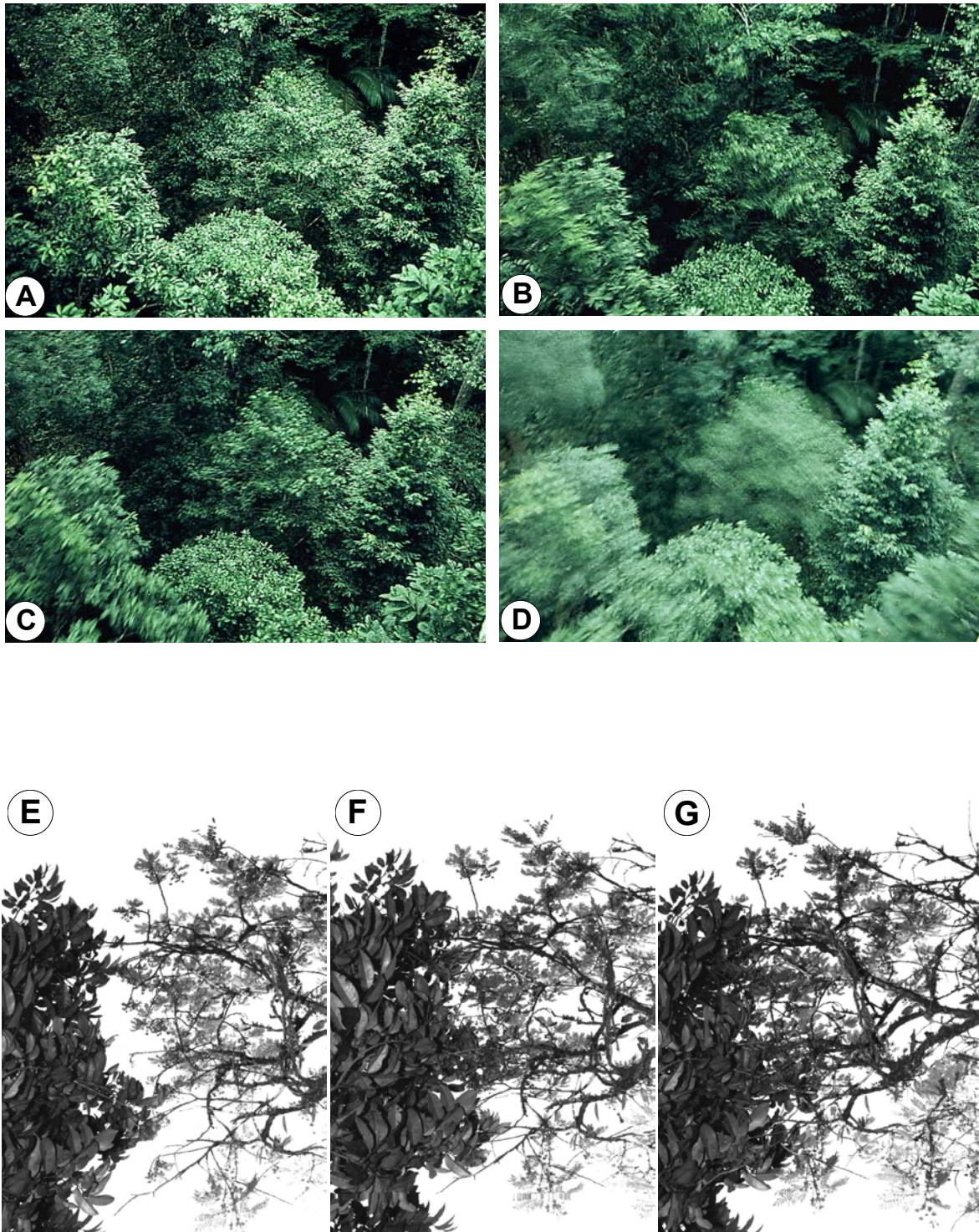
**Figure 65 : Intégration et exclusion des arbres de la canopée**

**A)** Intégration exceptionnelle d'un *Ormosia* sp. au centre de la couronne d'une Humiriaceae. Les branches maîtresses constituent une limite difficilement franchissable (**B**). Le volume d'exclusion des arbres de la canopée est constitué à la fois d'une réduction énergétique sous la couronne (**C**, noter l'ombre portée sur le haut de l'arbre inférieur) et d'une abrasion exercée par les branches maîtresses sur la couronne de l'arbre inférieur (**D** et **E-F**, noter en **F**, les traces de l'abrasion sous la branche maîtresse et sur le sommet de la couronne).

Les rafales interviennent dans un temps très court et provoquent une flexion momentanée de l'arbre. Au camp des Nouragues, un mouvement latéral d'une amplitude supérieure à 9 m a été estimé lors de rafales de vent, au sommet d'un *Naucleopsis sp.* de 31,5 m par l'intermédiaire de deux potentiomètres reliés à la couronne par un câble et fixés au sol. Le retour à la position d'origine est pendulaire et c'est durant cette phase de mouvements circulaires et répétitifs que les couronnes rentrent en friction. Les branches maîtresses rabotent le haut de la couronne de l'arbre sous-jacent. Les traces de frottements sont alors très nettes sur les deux parties en contact (Figure 65d-f). Chaque arbre est animé d'un mouvement différent selon son taux d'élasticité, sa position face aux courants de masses d'air et l'aérodynamisme de sa couronne (Figure 66a-d). Plus les couronnes ont des mouvements déphasés plus la friction est importante et abrasive. Ce mouvement abrasif des arbres durant les rafales de vent vient, en partie, expliquer le fait qu'il existe un espace de timidité dans la canopée tandis qu'il ne semble pas être présent dans le sous-bois (Putz et al., 1984). La série de photos réalisées à Petit Saut (Figure 66e-g) montre que le mouvement de deux arbres avec le vent induit un contact rapide entre les dernières pousses des couronnes, ce qui réduit fatalement leur probabilité de survie. Dans la canopée, cette abrasion agirait en complément d'une réduction morphogénétique des pousses situées en périphérie de la couronne à initier des méristèmes apicaux viables (Bell et al., 1992) et de la nécrose sélective des pousses les plus horizontales qui subissent l'ombrage des pousses supérieures (Blanc, 1992).

Accrochées à l'arbre, les héli-épiphytes évitent l'abrasion entre leur feuillage et les branches maîtresses. Durant les rafales de vent, elles bougent en phase avec leur support et s'insinuent progressivement au centre de la couronne de l'arbre (Figure 67a) par des rejets sympodiaux (Prosperi et al, 1995) sans subir l'influence du volume d'exclusion. La couronne d'un arbre de la canopée est un volume hermétique (ou sélectif) à l'insertion d'autres couronnes d'arbres. Les conditions énergétiques sont pourtant favorables à la photosynthèse notamment par l'apport de la lumière latérale qui réduit le gradient d'élague à une fine pellicule sous l'ensemble assimilateur. Ter Steege et Cornelissen (1989) montrent que ce volume central, situé au-dessus du départ des branches maîtresses, constitue la zone de plus forte biomasse et de richesse spécifique des épiphytes dans une forêt du Guyana. Seules les espèces qui prennent naissance au cœur de ce volume (épiphytes : certaines Bromeliaceae, Orchidaceae, Araceae, Ericaceae, *Markea coccinea*, *Hylocereus triangularis*, *Rhipsalis baccifera*..., ou parasites : Loranthaceae : *Phthirusa sp. pl.*) ou qui s'y intègrent en faisant corps avec l'arbre entier (les lianes : Marcgraviaceae : *Norantea guianensis*), les héliépiphytes : *Clusia sp. pl.*, *Coussapoa sp. pl.*, *Ficus nymphaeifolia*, *Philodendron solimoesense*, *P. goeldii*, les épiphytes mobiles plaquées au tronc, ex : *Philodendron scandens*) auront le privilège d'exploiter ce volume énergétique disponible. Le rejet qui prend naissance à la base de la couronne bénéficie également de la cohésion avec le support. Lorsqu'il y a cohésion, les mouvements sont synchronisés et la limite de l'individu n'est plus respectée. La couronne de l'arbre est alors occupée et parfois même reconstruite par des parties exogènes (Figure 67b).





**Figure 66 : Mouvements des couronnes lors d'une rafale de vent dans la canopée**  
**(A-D)** Série vue du dessus au Camp des Nouragues. Les photos sont prises avec un temps de pause de 1 seconde (Noter le déphasage des mouvements qui se traduit par une netteté différente des couronnes : la forme cylindrique de l'arbre situé à l'extrémité droite de la photo bouge relativement peu durant cette série). **(E-G)** Série vue du dessous à Petit Saut. Les deux couronnes (*Eschweilera sagotiana* à gauche et *Hydrochorea corymbosa*) rentrent brutalement en contact (3 photos / seconde). L'abrasion des méristèmes dans la zone d'interaction réduit leur probabilité de survie.

L'abrasion, la quantité et la qualité de lumière se joignent aux traumatismes occasionnés par les animaux folivores ("paresseux") qui circulent sur les branches maîtresses et se nourrissent principalement des feuilles et des jeunes bourgeons des arbres sous-jacents (Charles-Dominique, comm. pers.), à la chute de débris ou de branches maîtresses ou à la modification de la qualité de l'eau après sa traversée dans le feuillage de l'arbre ou des épiphytes (Hoffman et *al.*, 1980) pour réduire l'intégration verticale des couronnes et maintenir intact la limite de la couronne. La notion de volume d'exclusion s'étend à tous les facteurs biotiques ou abiotiques qui entretiennent la limite de l'individu en y incluant la détection génétique de la limite individuelle démontrée par la production de calmoduline au toucher ou au contact du vent sur les feuilles, molécule par ailleurs impliquée dans la transduction du signal entre cellules (Braam et Davis, 1990, cité dans Mc Connaughay et Bazzaz, 1992).



**Figure 67 : Occupation de la couronne d'un arbre par les héli-épiphytes**

**A)** *Clusia grandiflora* occupe le volume central de la couronne d'un arbre défeuillé de Petit Saut. **B)** *Clusia sp.*, reconstruit la partie sommitale de la couronne d'un arbre à feuillage caduque de Mana.

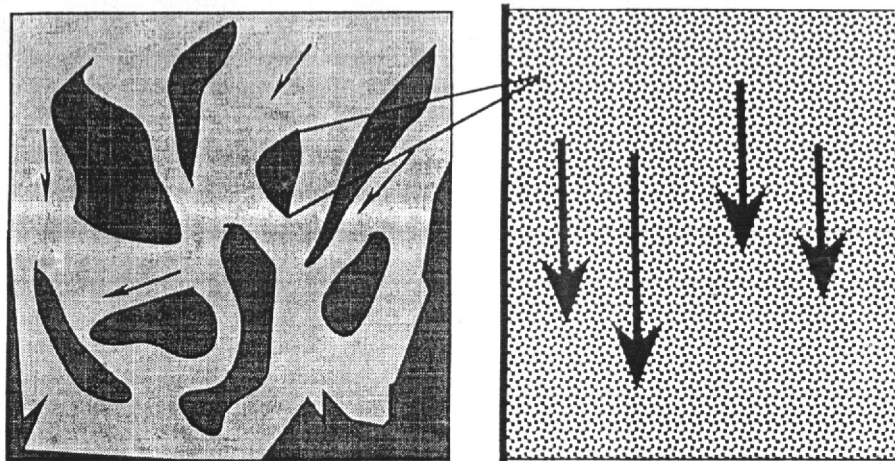


### **3. Conclusions sur l'arrangement des formes**

La couronne des arbres s'organise, dans l'espace, en fonction de la distribution et de la circulation du facteur le plus limitant, la lumière. Quelque soit le statut sylvigénétique (arbre du présent ou de l'avenir) ou le modèle architectural initial de l'arbre, elle est construite autour d'un axe de symétrie verticale unique. Le profil extérieur est défini par l'allongement et l'angle d'insertion des branches et, le profil interne par le gradient d'élagage qui dépend à la fois de la forme du profil externe et du coefficient d'extinction. Ce coefficient est le facteur le plus variable, il varie avec la lumière incidente et son absorption par l'ensemble assimilateur. Indépendamment des particularités de chaque espèce, les formes des arbres sont peu diversifiées dans le volume arborescent. Elles ont toutes en commun l'axe de symétrie et leur seul degré de liberté réside dans un ajustement restreint de l'ensemble assimilateur aux conditions locales du milieu.

La couronne se scinde en deux parties distinctes, la partie sommitale et la partie basale. La première, peu concernée par l'élagage, reproduit l'organisation architecturale de l'espèce. Elle contient le méristème terminal à croissance verticale qui, au fur et à mesure du développement, entretient la symétrie de la ramification et la rectitude du tronc. La symétrie axiale y est canonique. Au contraire, la partie basale est soumise à l'évaluation du ratio élagage/allongement en réponse aux variations locales des conditions lumineuses. Elle conduit à une perte de la symétrie axiale, une ou deux branches sont concernées par l'allongement ou l'élagage dans des intensités supérieures aux branches voisines. Les ressources du milieu agissent comme un modelleur de la partie basale de la couronne. L'expression génotypique du modèle architectural initial s'exprime graduellement du haut vers le bas de la couronne alors que l'expression phénotypique du milieu suit la même orientation, en sens inverse. Cette polarité des couronnes se traduit à la fois par la souplesse de l'interaction horizontale et par la rigueur du contact vertical. Les couronnes asymétriques s'associent et construisent une forme composite et fonctionnelle du volume arborescent, c'est-à-dire pourvue d'un ensemble assimilateur, d'un gradient d'élagage et d'un axe de symétrie. L'axe horizontal est associatif. Au contraire, l'interaction verticale est plus stricte, les couronnes restent distantes, séparées par un volume d'exclusion. L'axe vertical est exclusif. Cependant, dans tous les cas la limite de l'individu est respectée. Cette vision des couronnes d'arbres fait intervenir les trois dimensions de l'espace géométrique. Autour d'un axe vertical rigide, la perte de la symétrie offre un degré de liberté dans la réalisation de la forme de la couronne. Les variations spatiales de la partie sommitale sont faibles, imposées par la rigueur du modèle architectural. Au contraire, les variations temporelles font intervenir la vitesse de croissance de l'espèce et l'encombrement spatial via le volume d'exclusion. L'évolution, dans le temps, selon l'axe vertical est suivie par une évolution, dans l'espace avec la perte de symétrie. Le gradient d'élagage se déplace avec la partie sommitale et donc, selon la même échelle de temps. A chaque instant T, l'arbre occupe un volume ("occupation présente"), il est confronté au volume devant être occupé ("occupation future") et à celui devant être libéré ("occupation passée") à l'instant T+1. Un arbre de l'avenir comme un arbre du présent aura à gérer parallèlement, la conquête, l'occupation et la libération d'espace. Un arbre du passé, dans

la mesure où l'espace occupé diminue progressivement, ne sera concerné que par la libération suite à la fragmentation de sa couronne (cf. § IV.A.2.). Au contraire des plantes du sous-bois, caractérisées par une surface foliaire invariable, l'ensemble assimilateur d'un arbre est réévalué à chaque position dans la progression verticale (Blanc, 1989). L'augmentation de son ensemble assimilateur est dicté par le facteur le plus limitant, la lumière et la libération d'un espace sous sa couronne est sous la dépendance de cette augmentation. La couronne progresse dans le volume arborescent en effectuant des mouvements amiboïdes autour de l'axe vertical. Il est intéressant de comparer ce mode de circulation avec l'écoulement de l'eau dans le sol qui s'effectue à l'échelle microscopique par un mouvement amiboïde tridimensionnel et à l'échelle macroscopique par une circulation verticale stricte (Figure 68 d'après Mullon, 1995).



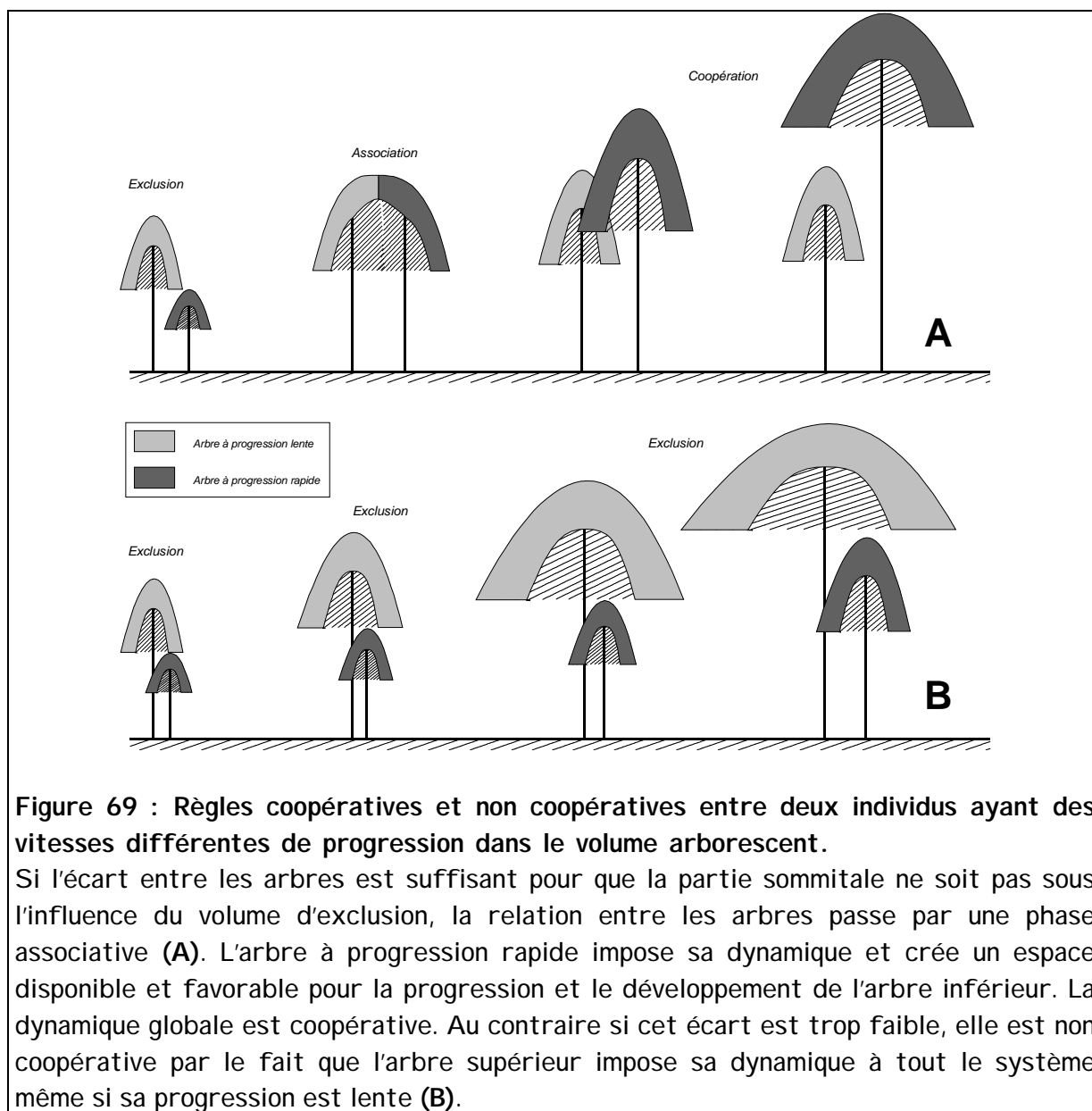
**Figure 68 : Ecoulement de l'eau dans le sol aux échelles microscopique et macroscopique (Mullon, 1995)**

Le mode de progression des couronnes dans le volume arborescent suit exactement ces deux échelles mais dans notre cas elles se superposent à l'échelle de temps. A chaque instant macroscopique  $T$  de la progression verticale de la couronne correspond une échelle microscopique ( $T_t, T_{t+1}, \dots, T_{t+n}$ ) durant laquelle elle s'ajuste à son voisinage (encombrement + ressources). Ce mode de progression permet de figurer la couronne des arbres comme un liquide figé dans le temps qui coule dans le volume arborescent du bas vers le haut. Durant leur écoulement, les couronnes sont confrontées à des obstacles et leur circulation stoppe à la frontière du volume d'exclusion.

## ***B. Les règles de la dynamique du volume arborescent***

Les couronnes progressent dans le volume arborescent et leur forme se contracte ou se dilate en fonction de l'encombrement. Lorsqu'elles atteignent le voisinage d'un arbre, elles ajustent leur ensemble assimilateur si le contact intervient à l'horizontal sur la partie basale de la couronne ou subissent l'influence du volume d'exclusion s'il se situe dans le plan vertical au niveau de la partie sommitale. La limite entre l'exclusion et l'association des formes se détermine pratiquement dans la proximité verticale et horizontale des deux protagonistes. On peut généraliser l'interaction entre deux individus selon quelques cas typiques représentés à la Figure 69. Si la distance horizontale entre les troncs est supérieure à la demie largeur de la couronne de l'arbre dominant lorsque le contact vertical a lieu alors la progression de l'arbre dominé dans le volume arborescent s'effectue sans le contrôle du volume d'exclusion. Selon le rapport des vitesses de croissance, les formes s'associent ou se suivent durant une période de leur progression. La dynamique globale est coopérative parce qu'elle considère indépendamment les dynamiques individuelles et la position dans le volume arborescent. Chaque arbre grandit selon ses propres caractéristiques dans le respect des gradients énergétiques. L'espèce la plus rapide prend le contrôle de la dynamique et durant sa progression, elle libère un espace sous sa couronne qui devient occupable par les espèces moins rapides. Au contraire, si la distance entre les deux protagonistes est inférieure à la demie largeur de la couronne de l'arbre dominant à l'instant du contact, alors la dynamique est non coopérative par le fait que l'arbre supérieur impose sa propre dynamique à tout le système via le contrôle exercé par le volume d'exclusion.

Ces quelques règles élémentaires d'agencement interviennent dans le comblement des cavités du volume arborescent mais également dans la migration des couronnes vers leur hauteur respective de référence.



## 1. Le comblement des cavités

Le comblement d'une cavité s'effectue depuis les deux axes principaux de l'ajustement des formes ; dans le plan horizontal par une perte de la symétrie axiale et dans le plan vertical par la progression des couronnes. La Figure 70 représente ces axes de comblement sur la première cavité de la parcelle (cav-01, d'origine inconnue). Les couronnes sont orientées préférentiellement vers le centre de la cavité. Cependant, la restriction de leur circulation tridimensionnelle ne permet pas un comblement latéral exhaustif. Les changements interviennent sur une ou deux branches de la couronne qui s'allongent vers le minimum d'encombrement ou parfois par une légère courbure du tronc. L'axe le plus déterminant de

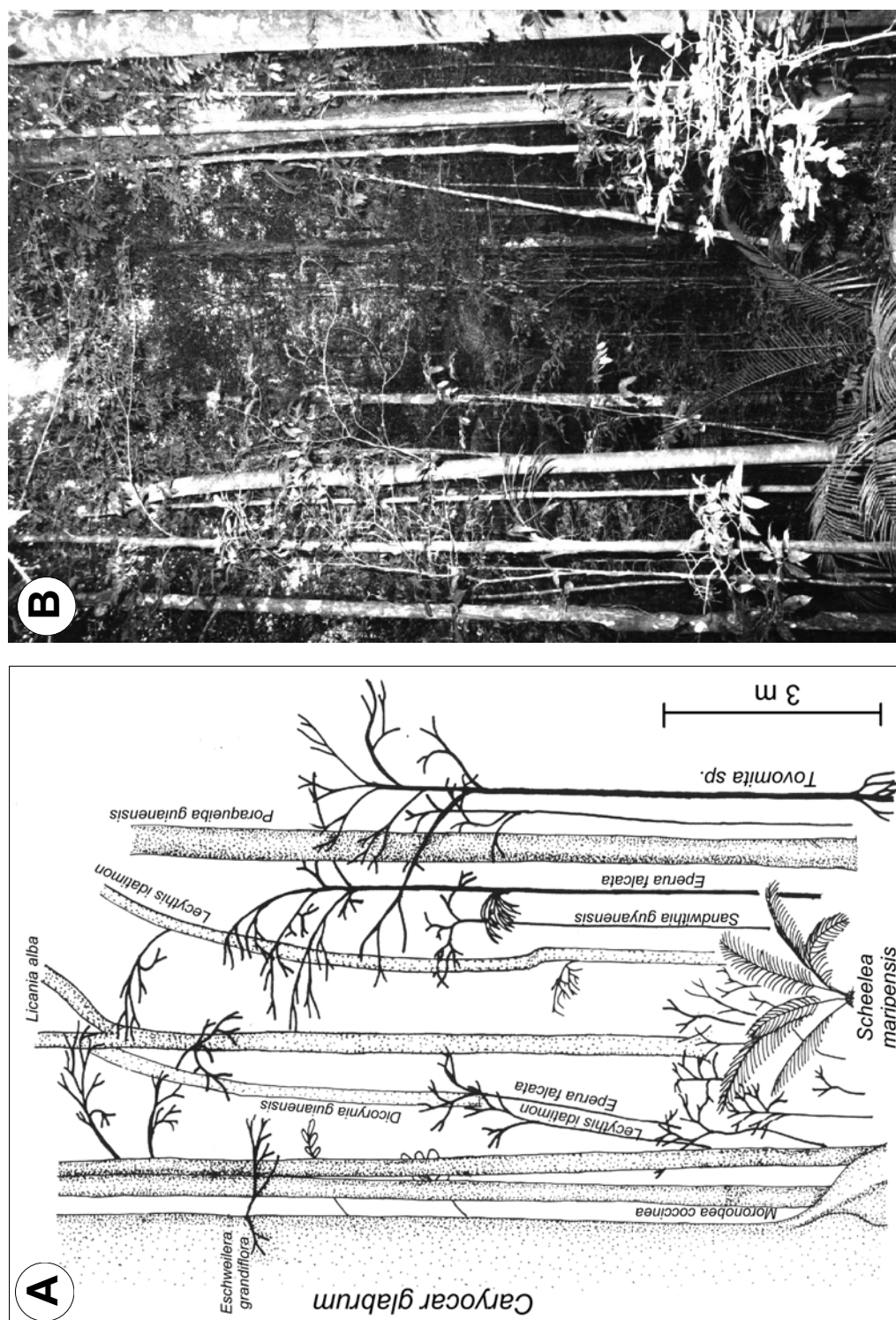
ce comblement est vertical. Au centre de la cavité, un groupe de jeunes arbres (pas représenté sur le dessin), provenant essentiellement de la régénération par graine, constitue le principal potentiel de comblement sur une hauteur comprise entre 1,5 et 2,5 m du sol. Dans ce mélange d'individus, les espèces rencontrées ont le potentiel d'arbre de l'ensemble arborescent supérieur (*Lecythis zabucajo*, *Mouriri crassifolia*) ou inférieur (*Cheiloclinium cognatum* (arbre ou liane ?), *Eugenia coffeifolia*, *Inga stipularis*, *Quiina guianensis*, *Rheedia sp.*, *Tovomita sp.* 11 ) mais à l'instant de l'observation aucun ordre n'est établi. Pour que le comblement aboutisse à son organisation définitive, c'est-à-dire à la superposition des deux ensembles arborescent initiaux, chaque individu doit rejoindre sa hauteur intrinsèque de référence. Toutes ces espèces participent communément au comblement de la cavité, elles forment un groupe de comblement situé au coeur de la cavité.

Une autre cavité, occupée par des arbres de plus grande taille, est étudiée dans le quadrat 49 de la parcelle 7B entre 230 et 240 m c'est-à-dire à la fin de l'UCH-3 du Tp3 sous le groupe émergent cv-08 (cf. Figure 36). Plusieurs arbres participant au comblement ont une hauteur supérieure à la limite du télémètre. Par définition, la cavité n'est alors plus perceptible dans le modelé de la surface arborescente inférieure. Une nouvelle carte est donc réalisée avec une maille de 1m en faisant abstraction des individus qui participent à son comblement vertical. La Figure 71 montre les caractéristiques, dans toutes les dimensions, de cette cavité. Son sommet est délimité par la juxtaposition de la partie basale des quatre arbres qui entourent la cavité (*Lecythis idatimon*, *Eschweilera parviflora* et deux *Crudia bracteata*) à une hauteur moyenne de 15-16 m. Le volume disponible représente 565,7 m<sup>3</sup> comblé depuis le sol par 8 individus regroupés au centre. Deux jeunes arbres sont nettement prédominants, il s'agit d'un *Eschweilera parviflora* mesurant 7,8 m juxtaposé à un *Bonafousia undulata* de même hauteur et qui occupent toute la largeur de la cavité (Figure 71b). Les autres jeunes arbres se trouvent sous cette association. On trouve dans l'ordre décroissant de leur taille deux *Rinorea amapensis*, deux *Sandwithia guyanensis*, une Annonaceae indéterminée et un *Pouteria sp.* qui s'étagent entre 1,3 et 5,5 m de haut. Ces espèces divergent par leur potentiel de développement : *Eschweilera parviflora*, *Lecythis idatimon*, *Crudia bracteata* et le *Pouteria sp.* sont des espèces appartenant à l'ensemble arborescent supérieur; *Rinorea amapensis* et *Sandwithia guyanensis* appartiendront à l'ensemble arborescent inférieur tandis que le *Bonafousia undulata*, probablement adulte, est déjà proche de sa hauteur maximale.

Une troisième cavité a été étudiée dans le 6B en dehors des limites de la parcelle mais dans le prolongement de l'UCH-2 du Tp3 entre 120 et 130 m (Figure 72). Son volume est le double du précédent (1099 m<sup>3</sup>) et son sommet, qui culmine à 36,5 m est fermé par la juxtaposition des arbres qui forment la canopée à plus de 40 m dans un groupe émergent (*Inga paraensis* de 73,9 cm de DBH, *Dicorynia guianensis* de 52,2 cm de DBH, *Vouacapoua americana* de 42 cm de DBH et *Lecythis idatimon* de 40,1 cm de DBH). Aucune trace visible ne permet de donner une interprétation de cette trouée interne. En dehors de la taille, la structure de ce complexe est semblable de la précédente. La

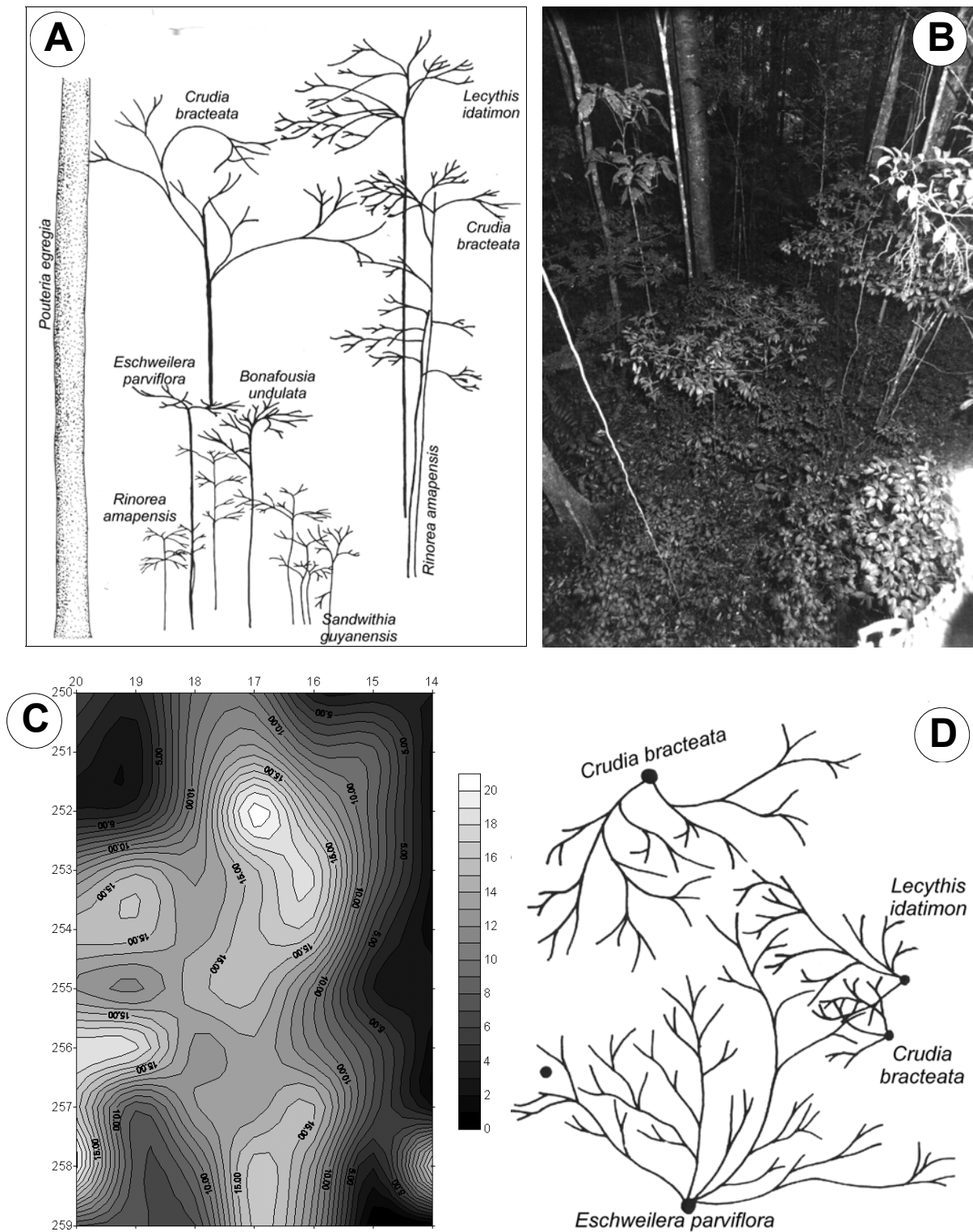
concavité est comblée par plusieurs espèces d'arbres dont un *Eperua falcata* qui prédomine largement et qui l'occupe sur toute sa largeur, à une hauteur de 20 m. Sous ce dominant, on trouve plusieurs espèces qui s'étagent entre 1 et 11 m dont, par taille décroissante, *Eperua grandiflora*, *Sandwithia guyanensis*, Annonaceae indéterminée, deux *Rinorea pectino-squamata*, *R. amapensis*, Flacourtiaceae, *Connarus fasciculatus*, *Eugenia* cf. *muricata*, *Pouteria* sp., *Bocoa prouacensis*, Chrysobalanaceae indéterminée, *Trichilia schomburgkii* et *Bonafousia disticha*. Ces jeunes arbres participeront aux différents ensembles arborescents.

Ces cas sont à la fois homologues par leur structure en groupe de comblement et à la fois différents par la disposition des espèces vis-à-vis de leur statut définitif. En effet, si l'*Eperua falcata* situé à 20m atteint la canopée par la voie de la substitution (sensu Pascal, 1995), il devient l'acteur principal de l'organisation spatiale. Sa croissance verticale et son accession à l'ensemble émergent déclenchent la migration et la séparation des strates occupées, c'est-à-dire l'éclatement du groupe initial de comblement en ensembles arborescents distincts et superposés. S'il atteint l'ensemble émergent, il forme une pièce de la mosaïque qui tend à s'organiser selon l'état homéostatique le plus complexe. Au contraire, dans le second exemple, le *Bonafousia undulata*, arrivé à la fin de sa croissance verticale exerce un frein sur le développement du *Pouteria* sp. et des autres arbres. Il occupe le volume qu'ils devront occuper à l'instant T+1 pour atteindre leur ensemble arborescent respectif à l'instant T+n. Ces remarques posent le problème général du comblement des cavités à la fois dans la composition floristique qui déterminera le degré de l'organisation ultime des ensembles arborescents et à la fois en termes de relations coopératives ou non coopératives entre les individus d'un même voisinage. Les groupes de comblement sont constitués de jeunes arbres issus de graines ou d'arbres traumatisés lors de la création de la cavité. Tous les individus n'atteindront pas leur hauteur de référence soit parce qu'ils subiront une influence excessive du volume d'exclusion, soit pour toutes les autres raisons qui peuvent conduire à leur mort accidentelle (herbivorie, maladie, débris de la canopée...). Parallèlement, des espèces supplémentaires s'adjoindront à ce groupe pour participer à ce comblement. Cet enrichissement pourra par exemple apporter des espèces de l'ensemble émergent dans les deux premières cavités qui en sont dépourvues à l'instant de l'observation. Cependant ces espèces devront progresser dans toute la structure dilatée du groupe de comblement pour parvenir à leur hauteur de référence. Ce retard se traduit par une plus forte probabilité de subir l'influence du volume d'exclusion d'un arbre ayant un potentiel de croissance plus faible. Ainsi, mêmes si les groupes de comblement sont évolutifs, ils représentent, à l'instant de l'observation, une perspective de la structure forestière repliée sur quelques mètres de hauteur. Dans cette structure, si l'ordonnance verticale des individus reproduit la superposition des ensembles arborescents alors le groupe de comblement à une plus forte tendance à fonctionner selon une dynamique coopérative.



**Figure 70 : Complement des cavités du volume arborescent (ex : cav-01)**

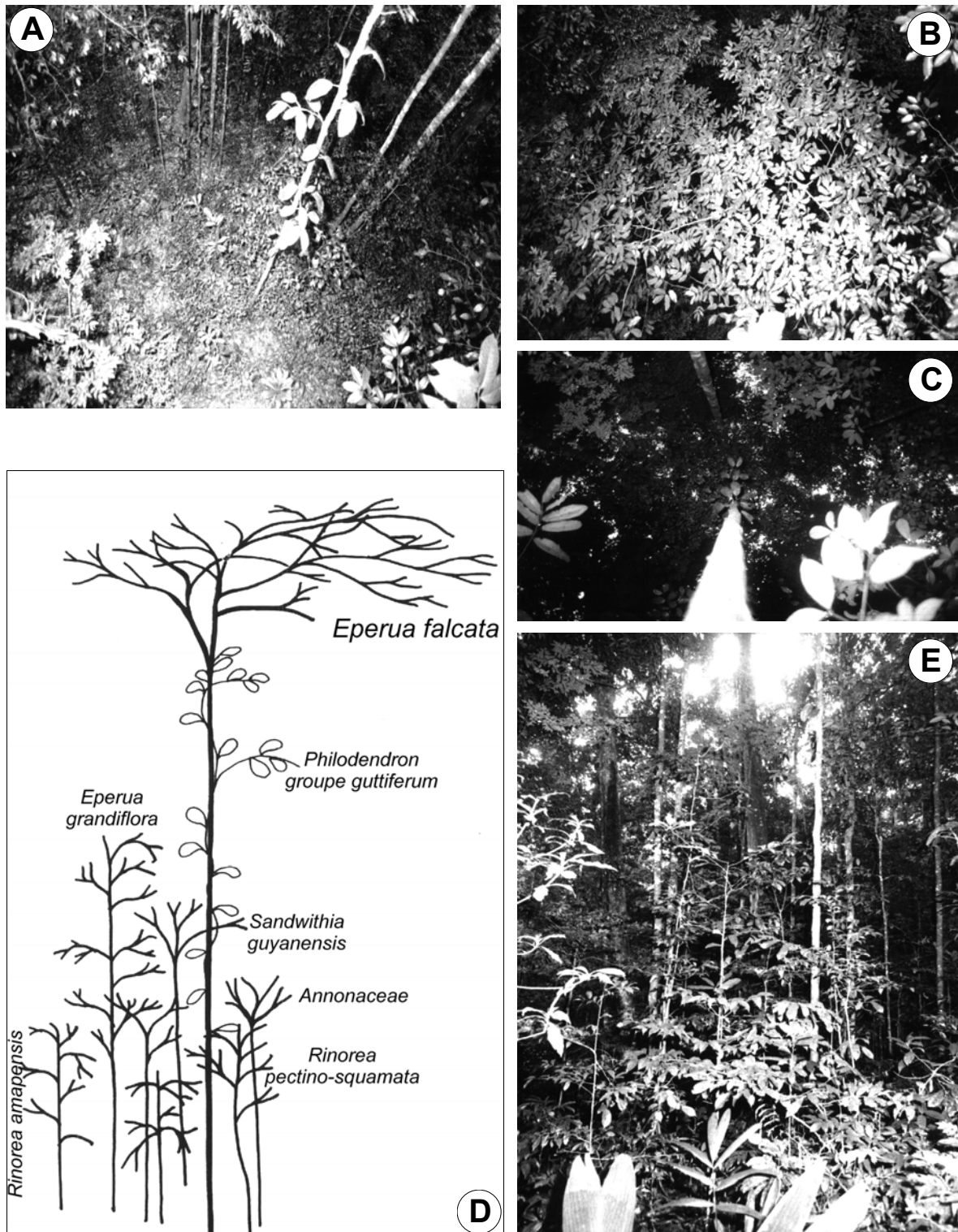
**A)** Dessin de profil de la cavité (cav-01) dans le sens de la parcelle (AngleXY=270°, InclinaisonXY=0°). Les arbres situés en périphérie perdent leur symétrie axiale par un allongement des branches vers l'espace le moins encombré. **B)** Photographie de la cavité, vue dans le sens inverse de la parcelle (AngleXY=90°, InclinaisonXY=0°).



**Figure 71 : Complément vertical d'une cavité par *Bonafousia undulata* et *Eschweilera parviflora***

**A)** Dessin de quelques espèces du groupe de complément et photographie **(B)** en vue oblique de la cavité. **(C)** Surface topographique de la cavité. **(D)** Toit de la cavité formé par la juxtaposition des branches des arbres situés en périphérie. Noter que les couronnes s'accolent mais que les branches ne s'enchevêtrent.





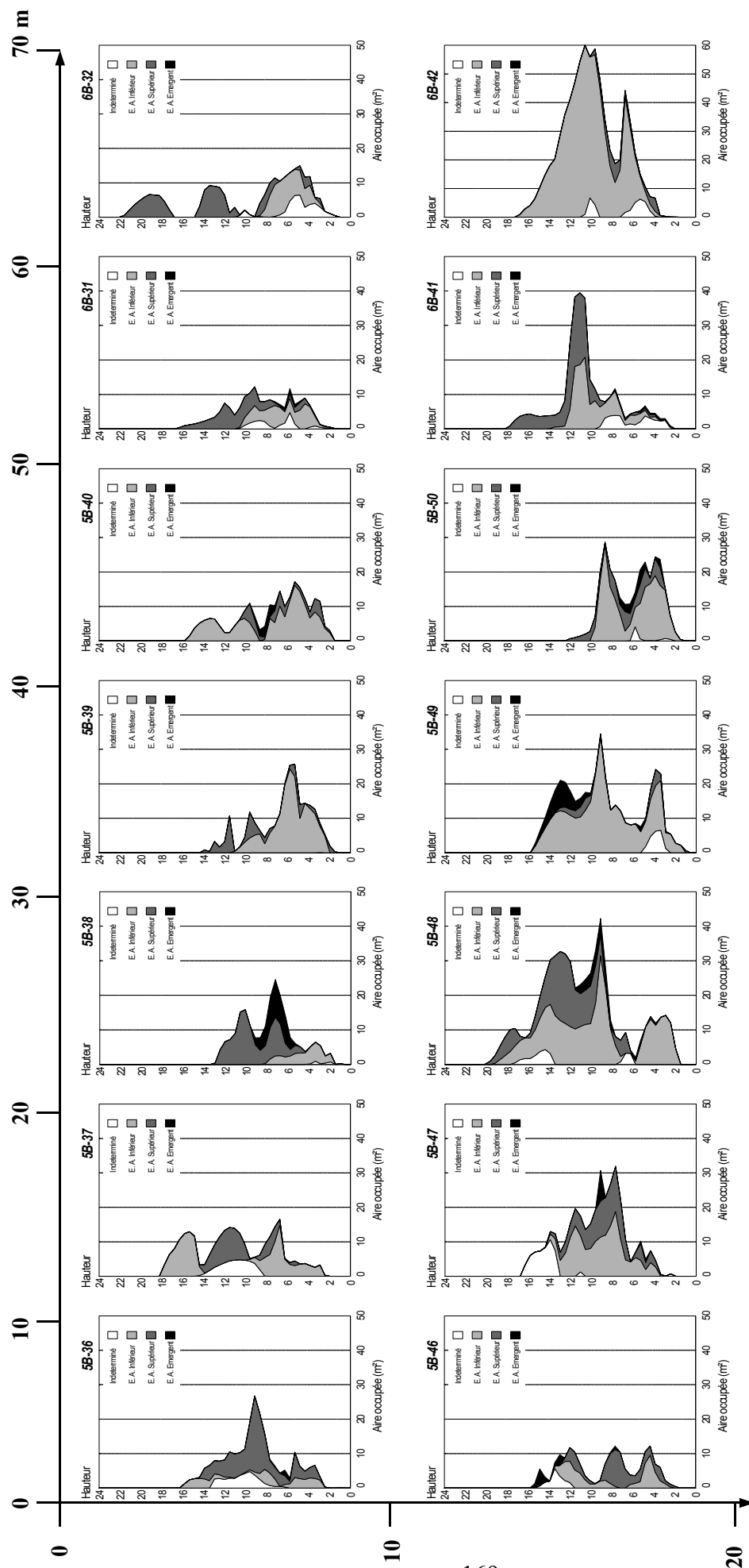
**Figure 72 : Cavit  et comblement vertical par un *Eperua falcata***

**A)** La cavit  vue depuis le plateau de l'*E. falcata* dont on voit le tronc sur lequel grimpe un *Philodendron gr. guttiferum*. **B)** Comblement central de la cavit  par le plateau assimilateur de l'*E. falcata* vue du dessus   30 m du sol. **C)** Toit de la cavit  vue depuis le sol. **D-E)** Vue de profil du groupe de comblement  tabli autour du tronc de l'*E. falcata*.

## **2. La progression des couronnes vers leur hauteur de référence**

L'organisation forestière par le jeu de la migration des couronnes aux hauteurs de référence est un phénomène qui se généralise à tous les niveaux du volume arborescent, qu'il s'agisse de cavités récentes ou en cours de structuration. En effet, lorsque le groupe de comblement est dilaté, la structure entière se positionne vis-à-vis d'une possible ouverture de la canopée. Si un arbre meurt sur pied, il reconstruit un volume arborescent dont l'état homéostatique dépend du nombre d'ensemble arborescent qu'il contient. Finalement, la dynamique de toute la colonne forestière, depuis le sol au centre de la cavité jusqu'à la canopée, est dépendante de l'organisation initiale des ensembles arborescents. Si le groupe de comblement est déséquilibré, c'est-à-dire qu'il comporte un ensemble arborescent nettement prédominant, toute la structure évolue vers une strate unique. Par ailleurs, si cet ensemble occupe un volume important alors la migration des autres ensembles arborescents est freinée en raison de l'encombrement spatial et du volume d'exclusion. La séparation des strates dépend du taux maximal d'occupation et de sa répartition dans les ensembles arborescents. Par conséquence, l'évaluation des volumes occupés par chaque ensemble arborescent à l'instant de l'observation permet de prévoir l'évolution théorique d'une colonne forestière.

Ce type d'analyse est porté sur les quatorze placettes de 100 m<sup>2</sup> qui se succèdent dans la première unité de canopée haute (UCH-1, 20 x 70 m). Le volume occupé par chaque ensemble arborescent est évalué par la somme des courbes d'occupation ( $Aire=f(hauteur)$ ) de tous les individus (DBH 2-10 cm) qui le compose. Cet échantillonnage limite un groupe d'arbres de l'avenir et du présent qui participe à l'organisation du volume arborescent. Le potentiel de chaque espèce, en terme d'appartenance future à un ensemble arborescent, est estimé avec son DBH maximal sur la parcelle de 10 ha (cf. Figure 61). Les courbes d'occupation sont cumulées de sorte que la plus extérieure représente l'aire totale occupée dans la placette sous sa forme absolue ou relative sachant que le maximum est de 100 m<sup>2</sup> ou 100 %. Il faut porter une grande attention à la signification de ces courbes cumulées. Il ne s'agit pas de représenter la structure forestière dans son ensemble telle qu'elle a été étudiée dans le chapitre III avec le télémètre mais d'analyser, dans un groupe de jeunes arbres, la répartition des volumes occupés en fonction du devenir de chaque individu. L'échantillon des arbres analysés (DBH=2-10 cm) restreint cette étude à l'ensemble arborescent inférieur. Dans cet ensemble inférieur, chaque individu est classé selon son potentiel à appartenir à l'ensemble arborescent inférieur, supérieur ou émergent. L'objectif de cette analyse consiste à prévoir la dynamique du volume arborescent à partir de la composition de l'ensemble arborescent inférieur. La Figure 73 représente ces histogrammes calculés dans les quatorze placettes telle qu'elles se succèdent dans la première unité de canopée haute (UCH-1).



**Figure 73 : Composition et structure de l'ensemble arborescent inférieur**

Pour chacune des quatorze placettes de 100 m<sup>2</sup> qui se succèdent dans l'UCH-1 (20 x 70 m), les histogrammes représentent la composition (en nombre d'ensemble arborescent) et le taux d'occupation (en m<sup>2</sup> ou %) des arbres (DBH=2-10 cm) de l'ensemble arborescent inférieur. Les courbes sont cumulées de sorte que la plus extérieure définit le taux d'occupation total dans cet ensemble. (Remarque : L'échantillon ne comporte que des arbres qui occupent l'ensemble arborescent inférieur. Dans cet échantillon, chaque individu est distingué selon son potentiel d'appartenance à l'ensemble arborescent inférieur, supérieur ou émergent).

La placette 6B-42 se distingue de toutes les autres par son taux d'occupation élevé (> 60 % à 11 m) et son déséquilibre au bénéfice des espèces de l'ensemble arborescent inférieur et principalement *Anaxagorea dolichocarpa* fréquente à proximité du bas-fond. Cette structure révèle une dynamique non coopérative. La prédominance de l'ensemble arborescent inférieur exerce une exclusion à la progression des quelques espèces de l'ensemble supérieur confinées dans la partie basse de la structure (*Eschweilera decolorans*, *Eschweilera pedicellata*, *Eugenia* sp. 6, *Mouriri crassifolia*, *Bocoa prouacensis*). Si cette structure persiste dans le temps, les ensembles arborescents supérieur et émergent seront déficitaires et l'organisation générale se simplifie en une strate unique. Ce déséquilibre se retrouve dans la placette 5B-39 jusqu'à une hauteur de 6 m. L'ensemble inférieur présente un taux d'occupation élevé ( $\geq 25$  % à 6 m du sol notamment par *Anaxagorea dolichocarpa*, *Cassipourea guianensis*, *Duguetia surinamensis*) et un ensemble supérieur minimal dans la partie basse. Cependant au-delà de 10 m, la proportion tend à s'inverser au bénéfice de l'ensemble supérieur. Les placettes 5B-37 et 6B-32 ne comportent également que deux ensembles arborescents parmi les espèces déterminées. Sur la placette 6B-32, située à proximité du bas-fond, la répartition des deux ensembles arborescents est différente de la placette voisine (6B-42). L'ensemble inférieur occupe une place limitée dans la structure avec un faible taux d'occupation ( $\leq 10$  %) sur une hauteur maximale de 10 m. L'ensemble arborescent supérieur est présent sur toute la hauteur de la progression mais évolue principalement dans un espace privilégié situé au-delà de cette limite. La superposition des deux ensembles arborescents est déjà réalisée. Si cette organisation persiste dans le volume arborescent, elle révèle une migration fluide des couronnes vers leur hauteur de référence dans un état homéostatique à deux ensembles arborescents.

Les autres placettes ont des structures comportant les trois ensembles arborescents. Cette caractéristique leur confère la possibilité de reconstruire intégralement la colonne forestière jusqu'à reformer les groupes émergents de l'UCH-1. La placette 5B-38 offre un exemple de cette substitution. La canopée est perturbée par la mort sur pied d'un arbre (cc-01, § IV.A.2., Figure 38) de sorte que l'arbre qui participe à la substitution de cette pièce est inclus dans le groupe étudié. Les trois ensembles arborescents étant équitablement distribués, la substitution a de fortes chances de faire intervenir un arbre de l'ensemble émergent ou supérieur et ainsi entretenir l'UCH. Seules les ensembles supérieurs et émergents peuvent reconstruire une UCH, il est important qu'ils se situent en haut de la structure du groupe (exemples des placettes 5B-46 et 5B-49). Dans ce cas, la structure de l'ensemble inférieur est très comparable à celle du groupe de comblement dominé par *Eperua falcata* (cf. §. V.B.1. et Figure 72). Sous les arbres de la canopée se cache la structure complète de la prochaine colonne forestière. En dehors de ces cas, l'ensemble émergent est généralement restreint à un petit volume situé dans la partie basse de la structure. Sa progression est dépendante du taux d'occupation. Ainsi, les trois ensembles arborescents de la placette 5B-48 se partagent près de la moitié de la superficie de la parcelle aux alentours de 10m bien que la majorité soit au bénéfice de l'ensemble inférieur. Au-delà, l'ensemble supérieur représente, à son tour, la plus grande proportion de l'espace occupé. L'ensemble émergent est confiné dans la partie la plus occupée de la structure et

sa progression sera également freinée par une forte occupation à 13-14 m. La placette 6B-41 se rapproche de cette structure. A 11 m du sol, l'espace occupé (40 %) est partagé entre l'ensemble arborescent inférieur et supérieur. Ce maximum d'occupation laisse penser que la séparation de ces deux strates est en cours de réalisation. Les arbres de l'ensemble supérieur évoluent seuls au-delà de cette ligne de partage. En cas d'ouverture de la canopée, la substitution serait réalisée très certainement par un arbre de l'ensemble supérieur. La placette 6B-31 s'organise de la même façon mais le faible taux d'occupation spatiale (10%) indique que les arbres de l'ensemble émergent peuvent progresser dans le volume arborescent sans être freinés par une zone de forte encombrement spatial. Les placettes 5B-47 et 5B-50 sont caractérisées par une occupation constante et faible des ensembles arborescents supérieurs et émergents. Cette structure non superposée laisse entrevoir une dynamique globale associative dans laquelle les ensembles émergents et supérieurs circulent sans subir l'influence de l'ensemble inférieur. Enfin, la placette 5B-36 se distingue de toutes les autres par le déséquilibre du groupe au bénéfice des espèces de l'ensemble arborescent supérieur qui occupe près de 30 % de l'espace à 9 m. Cette organisation annonce une dynamique très fluide puisque ces arbres ne rencontrent aucun blocage dans leur progression à travers l'ensemble arborescent inférieur.

Plusieurs règles d'agencement des couronnes définissent l'organisation et la dynamique du volume arborescent :

- L'ordre précoce des ensembles arborescents dans les groupes est un facteur déterminant de la reconstruction de la canopée à la suite d'une ouverture non traumatisante. En effet, même si la répartition des volumes occupés représente une image statique, elle définit, à l'instant de l'observation, la structure forestière qui interviendrait dans la cicatrisation de l'ouverture. Pour que la substitution d'un arbre par un autre soit invariante, il est nécessaire que la structure sous-jacente comporte les trois ensembles arborescents ordonnés selon leur potentiel. Lorsque ces conditions sont satisfaites (ex : placette 5B-38), la substitution réalise un échange standard sans modifier le niveau de l'état homéostatique. L'arbre mort dans le groupe émergent est remplacé par un arbre ayant les mêmes potentialités. Au contraire, si la pièce de la substitution appartient à un autre ensemble arborescent, le niveau de l'état homéostatique régresse et tout le volume arborescent subit cette modification. Je pense que la notion de substitution doit s'enrichir d'un niveau supplémentaire selon le sens de l'évolution homéostatique. Elle est homologue si l'état homéostatique est invariable, progressive s'il augmente et régressive s'il diminue.
- La composition des groupes intervient dans l'organisation du volume arborescent et dans l'entretien de l'état homéostatique. L'ensemble inférieur représente la source qui alimente chaque ensemble arborescent. Certaines structures sont moins favorables à l'organisation du volume arborescent soit parce qu'il existe, à l'instant de l'observation, un déficit dans l'un ou l'autre des ensembles, soit parce que

l'encombrement spatial ou taux d'occupation freine leur progression. Si ces structures déséquilibrées se maintiennent dans le temps, les ensembles arborescents supérieurs et émergents enregistrent un déficit et la structure tend vers sa simplification en une strate unique. Dans ce cas, le volume arborescent se simplifie et le niveau de l'état homéostatique régresse puisque les ensembles supérieurs ne sont plus alimentés. Il est important de noter qu'en dépit du petit nombre d'espèce appartenant à l'ensemble émergent, leur distribution sur les 1400 m<sup>2</sup> (70 x 20 m) de l'UCH-1 permet de les retrouver dans 10 des 14 placettes de cette unité de canopée. La rareté en terme de nombre d'espèce est contrebalancée par une large répartition dans le peuplement. Cette relation est fondamentale puisqu'elle permet d'organiser une forêt non pas vis-à-vis du nombre d'espèces de chaque ensemble arborescent mais du nombre d'individu par ensemble. Si la rareté en nombre d'individu suivait celle du nombre d'espèce, l'état homéostatique à trois ensembles superposés serait improbable et l'ensemble émergent rare. On peut quantitativement vérifier que la rareté en espèce est contrebalancée par une augmentation du nombre d'individu dans le peuplement en pondérant les classes de diamètre maximum par le nombre d'individu dans chaque classe. La Figure 74 représente la distribution du nombre d'individus selon le diamètre maximum de chaque espèce sur l'inventaire de 10 ha (ex : *Eperua falcata* compte 378 individus capables d'atteindre un diamètre maximal de 108 cm). Avec cette distribution, on analyse le potentiel global de la forêt sans prendre en compte la probabilité individuelle de rejoindre la hauteur de référence. On voit que le nombre d'individu appartenant à l'ensemble émergent est non négligeable et que la distribution, jusqu'à 80 cm (ensemble inférieur + ensemble supérieur) s'équilibre autour d'une valeur constante de l'ordre de 1000 individus pour 10 ha.

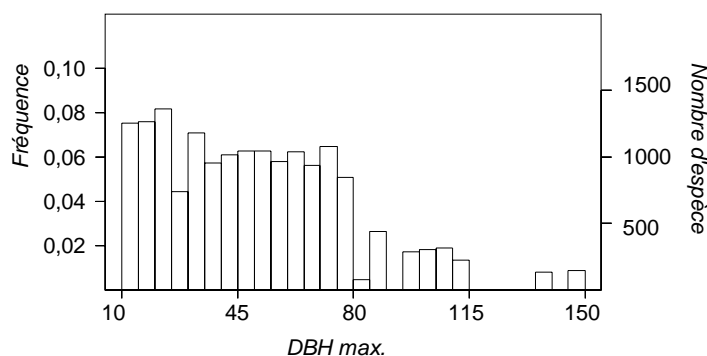
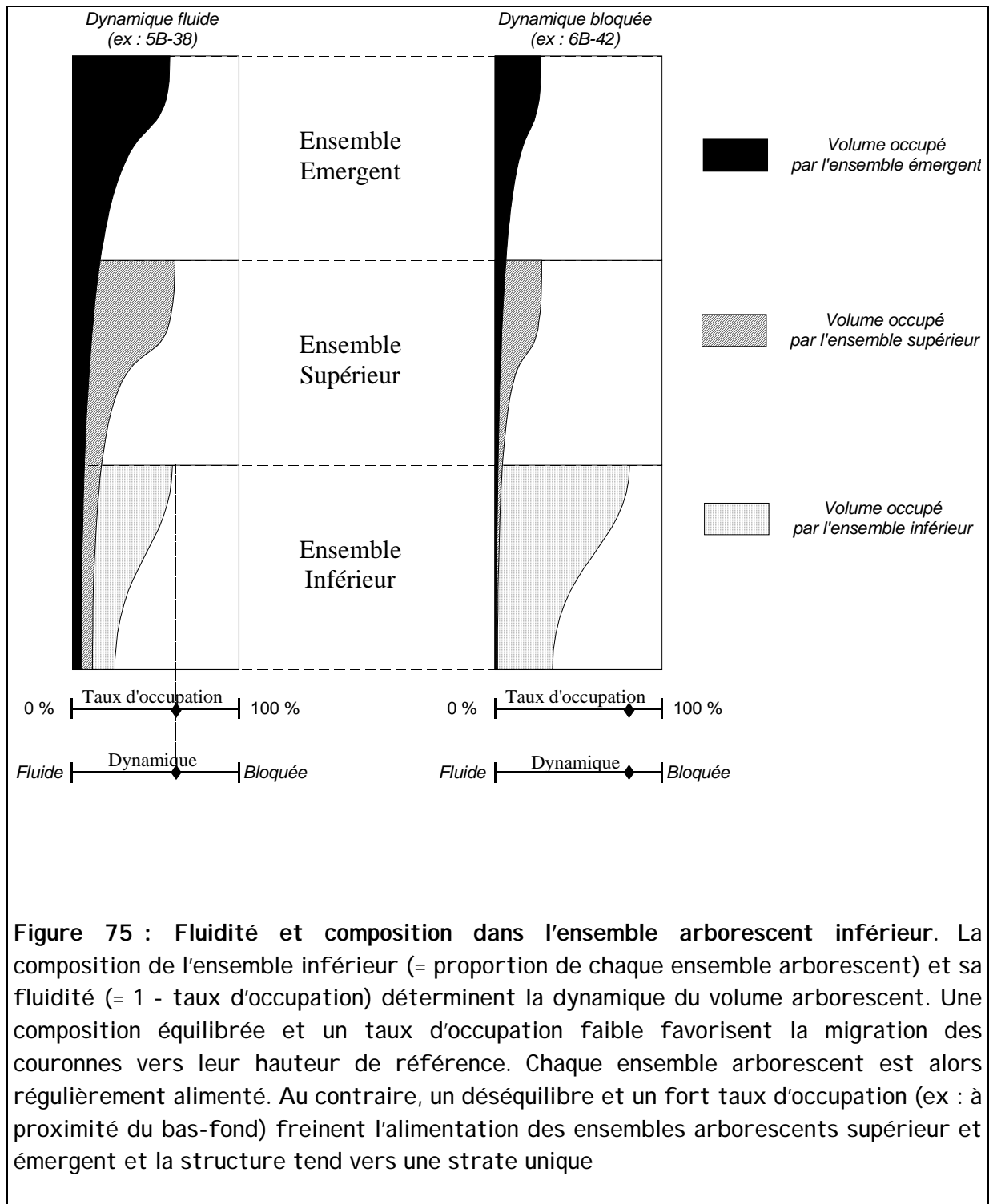


Figure 74 : Distribution du diamètre maximum des espèces de la parcelle 10 ha pondérée par le nombre d'individus de chaque espèce.

- La fluidité dans l'ensemble inférieur est déterminée par l'inverse du taux d'occupation. Plus l'occupation est importante plus les espèces sont confrontées au volume d'exclusion et plus la dynamique est non coopérative. L'ensemble

arborescent inférieur est principalement occupé par des espèces qui lui appartiennent tandis que les espèces des ensembles émergents et supérieurs, en phase de progression, n'occupent qu'un volume restreint (cf. §.V.A.2.a). Il serait intéressant de vérifier cette relation dans les autres ensembles arborescents. Les arbres émergents circulent ils dans l'ensemble arborescent supérieur ou exploitent ils cette hauteur ? Pour l'instant, ces courbes d'occupation nous permettent de revenir au schéma illustrant la superposition des ensembles arborescents (cf. Figure 25) et les trois ensembles structuraux définis par Oldeman en (1974a) et de conforter l'hypothèse selon laquelle, lorsque la canopée est haute l'ensemble arborescent inférieur est essentiellement occupée (en volume) par les arbres du présent de l'ensemble structural I. Si cet ensemble structural est favorisé par les ressources locales ou par une tendance agrégative, il augmente le taux d'occupation dans l'ensemble inférieur et diminue parallèlement la fluidité de la progression des ensembles arborescents supérieurs et émergents. Ce blocage de la fluidité fonctionne en parallèle avec le déséquilibre de la composition.

La dynamique du volume arborescent définit une évolution vers l'état homéostatique le plus complexe et l'entretien de la structure. Elle se détermine en partie dans la composition et la fluidité des couronnes dans l'ensemble arborescent inférieur. En reprenant l'homologie entre la progression des couronnes et la circulation de l'eau dans le sol, on peut considérer l'ensemble arborescent inférieur comme le robinet qui alimente le volume arborescent. Selon la composition et la fluidité de la "substance" qui s'écoule du bas vers le haut, le volume arborescent change de composition et passe alternativement d'un état homéostatique à l'autre (Figure 75). Un ensemble inférieur fluide (peu encombré) et équilibré (comportant les trois ensembles) enrichit l'intégralité du volume arborescent. Si cet état perdure, la forêt reste au niveau le plus complexe de l'état homéostatique, structurée par les trois ensembles arborescents superposés. Au contraire, une composition déséquilibrée et/ou figée qui se perpétue dans le temps conduit à une déstructuration du volume arborescent et une régression du niveau de l'état homéostatique.



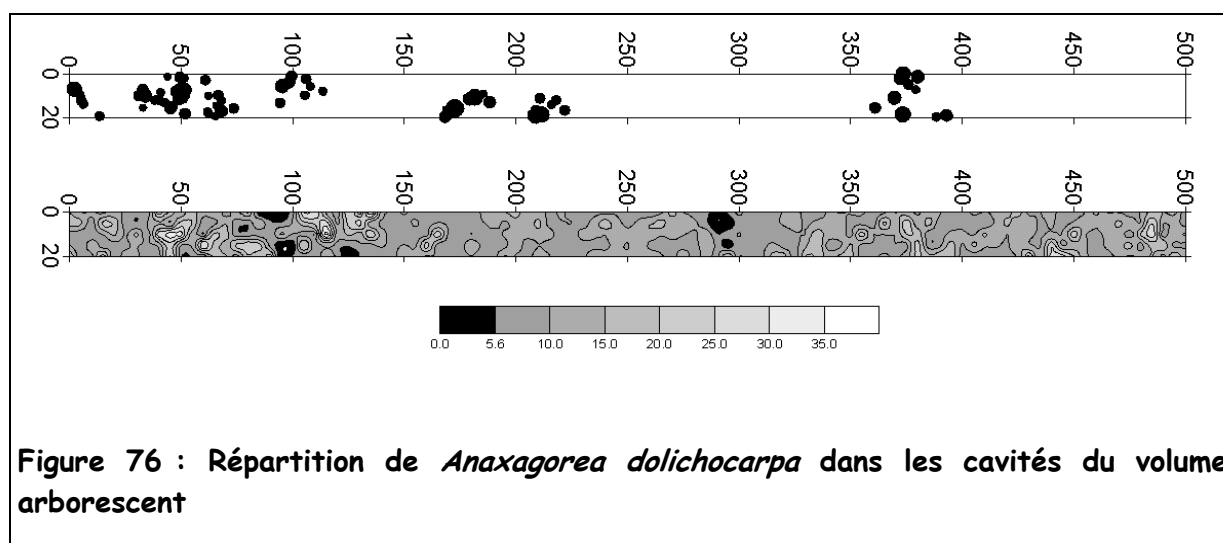


### C. Les inhibiteurs de la dynamique du volume arborescent

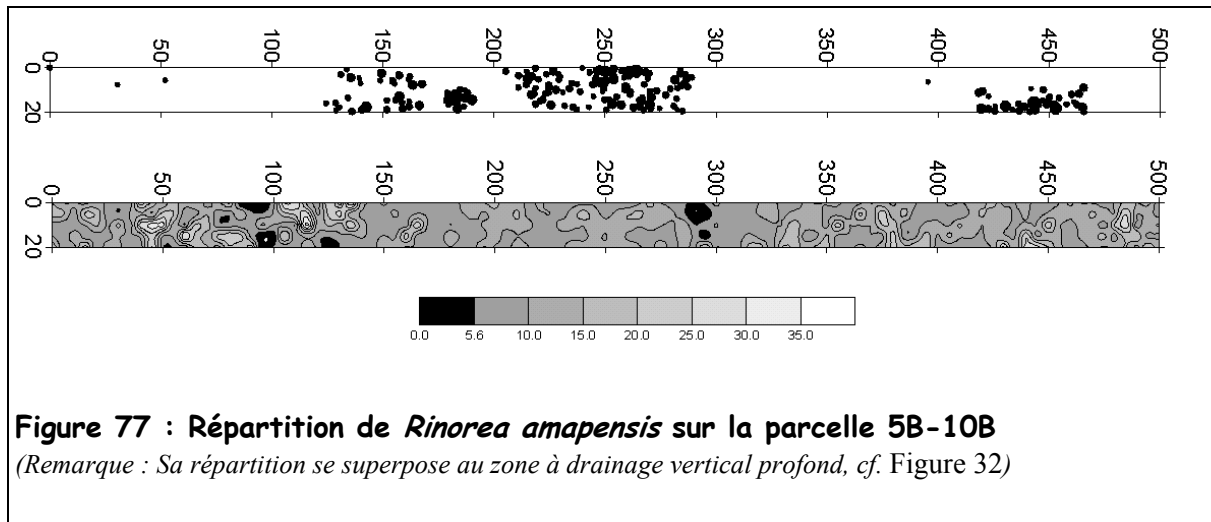
La dynamique du volume arborescent est régie par la fluidité et la composition de l'ensemble inférieur. Certaines espèces sont susceptibles de dérégler le fonctionnement de ce système notamment lorsqu'elles constituent des agrégats dans l'ensemble inférieur. Le taux d'occupation augmente et la composition se déséquilibre au profit de cet ensemble. La migration des couronnes est figée et les ensembles arborescent supérieur et émergent disparaissent progressivement.

#### 1. Les agrégats monospécifiques

Le blocage de la dynamique est apparu à proximité du bas-fond par le déséquilibre de la structure au bénéfice de l'ensemble arborescent inférieur. Il intervient notamment par une augmentation du nombre d'individus et du volume de l'espèce *Anaxagorea dolichocarpa*. Sa distribution sur la parcelle, superposée à la topographie de la surface arborescente inférieure, montre à la fois sa tendance agrégative et son étroite liaison avec les cavités du volume arborescent quelque soit le topotype (Figure 76). Sa relation avec le bas-fond ne traduit finalement que son besoin d'espace disponible pour développer son peuplement en taches. Dans ce milieu, délimité au sol et dans la canopée par une couche horizontale de Monocotylédones (de Granville, 1978), elle trouve les volumes vides qui lui permettent de se développer en agrégats. En forêt de "terre ferme", elle devient un inhibiteur de la dynamique puisque ces agrégats monospécifiques déséquilibrent la composition des ensembles et diminuent la fluidité de l'ensemble arborescent inférieur dans les cavités. Les ensembles supérieurs et émergents progressent difficilement et la dynamique de comblement est localement ralentie.



Lorsqu'une espèce de l'ensemble inférieur est favorisée par les ressources locales, sa couronne se dilate et, si sa fréquence augmente elle devient un inhibiteur de la dynamique du volume arborescent. Certaines espèces sont localement abondantes dans le sous-bois. *Rinorea amapensis* représente sans doute le cas le plus typique de la parcelle 5B-10B. Sa distribution se superpose au stade pédologique à drainage vertical profond (Figure 77).

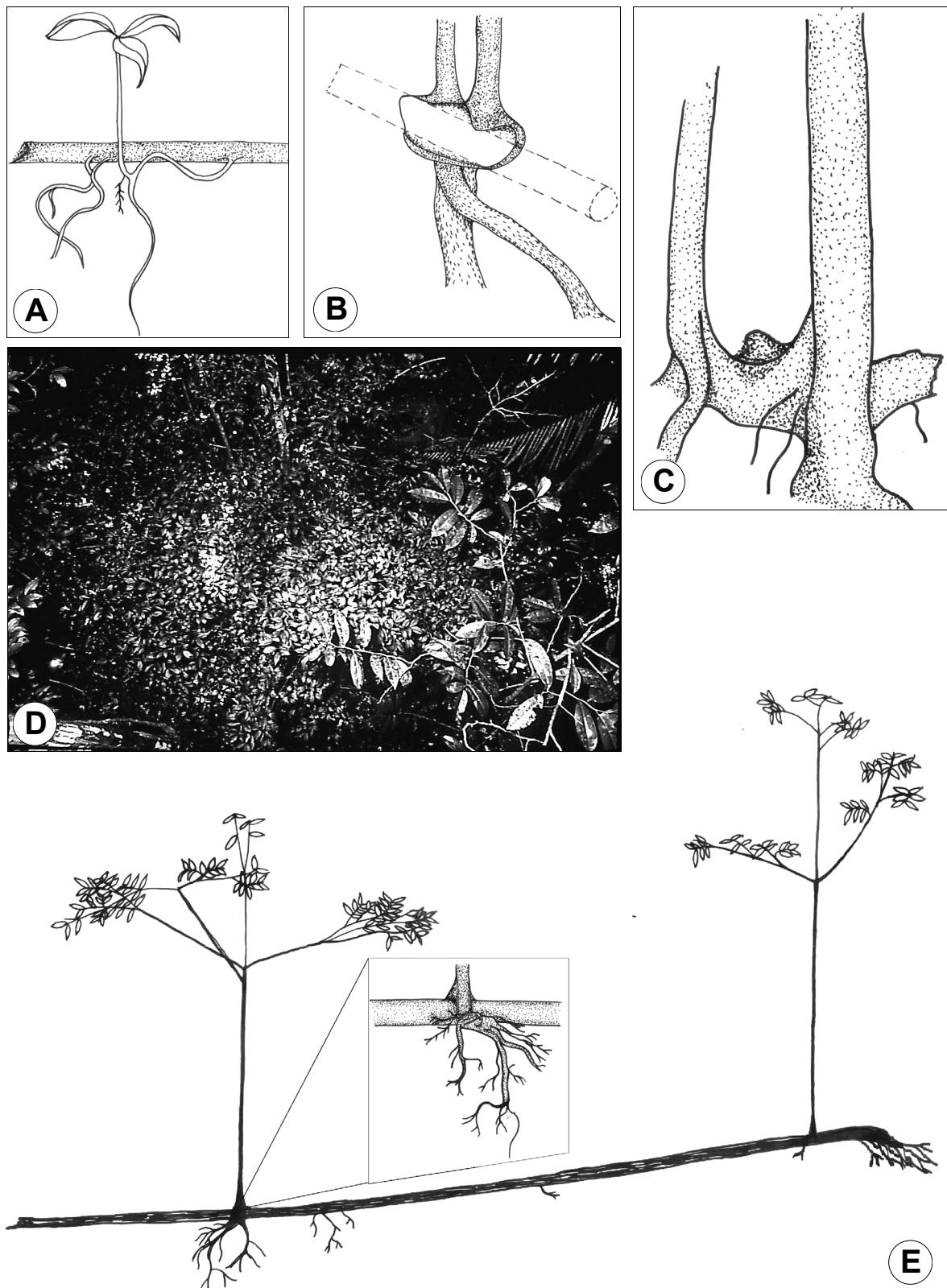


Dans ce milieu, elle forme des réseaux continus à une hauteur de quelques mètres par la juxtaposition des plateaux (Figure 78d). Elle appartient à la partie basse de l'ensemble arborescent inférieur (cf. § V.A.2.a.1) et génère un volume d'exclusion sous son plateau horizontal (cf. § V.A.2.b.). Sous cette association, la dynamique est non coopérative. Certes le volume occupé par un spécimen est faible mais le nombre de pieds juxtaposés, par une multiplication végétative active, augmente l'influence de l'exclusion. En effet, ces espèces sont capables de rejeter dans toutes les situations traumatiques par l'émission de drageons ou de rejets traumatiques sur les troncs couchés (Figure 78a-c,e). Cette multiplication de proximité augmente la taille du réseau dans toutes ces dimensions horizontales de sorte qu'il est impossible d'exclure l'hypothèse qu'il ne soit constitué, au sens génétique du terme, que par un individu unique. La faible progression verticale de la couronne dans le volume arborescent est compensée par une forte occupation dans le plan horizontal. Au fur et à mesure que le réseau s'allonge, qu'il occupe une proportion de plus en plus élevée de l'espace, le volume total occupé par l'ensemble arborescent inférieur augmente et sa fluidité diminue proportionnellement. Cette modification intervient localement, à la verticale du réseau, et plus globalement dans toute le secteur où les *Rinorea amapensis* sont fréquents.

Ces situations de dérèglement de la dynamique des arbres se retrouvent poussées à l'extrême lorsque l'axe horizontal devient le seul axe de progression. La "scaphopétalose"<sup>12</sup> est un bon exemple du blocage de la dynamique par la progression horizontale d'un individu (cf. Figure 47f). Jenik (1969) a observé cette "maladie" dans des forêts non perturbées et note à propos de ces structures horizontales : « *The thick polycormons create a "dark phase" in the forest undergrowth, within which no herbs occur and natural regeneration of the emergent trees is impossible* ». Avec le temps, la structure forestière se simplifie par une réduction puis une disparition de la partie haute du volume arborescent. Les mêmes causes et les mêmes effets s'appliquent à la forêt de liane au Camp des Nouragues. Caractérisée par une canopée basse, elle est composée essentiellement de *Neea sp.* dont la circulation tridimensionnelle est assurée par l'affaissement des axes (cf. § V.A. et Figure 47e) suivi d'un enracinement secondaire. Dans cette forêt, il est impossible de définir la limite de l'individu mais une constatation est frappante, il y a peu de troncs pour une canopée très dense. Cette remarque amène à penser que la couronne d'un individu peut occuper une superficie importante dans le plan horizontal. Par ailleurs, elle émet des rejets basaux qui augmentent l'extension radiaire d'un individu. Ce type de milieu possède une dynamique totalement bloquée et s'il est difficile de trouver l'origine de cette forêt, il est en revanche impossible de prévoir le temps durant lequel ce blocage s'exercera. Cette structure provient-elle d'une forêt naturelle envahie ayant régressé ou d'un site perturbé (d'origine anthropique ou naturelle) envahi par cette Nyctaginaceae ?

---

<sup>12</sup> Nom de maladie donné par Mangenot (1955) pour décrire l'état des forêts d'Afrique occidentale envahies par Scaphopetalum amoenum



**Figure 78 : Multiplication végétative chez *Rinorea amapensis***

Lors de la création des cavités, les débris provenant de la canopée provoquent des traumatismes auxquels *Rinorea amapensis* répond par des rejets prenant naissance sur les racines (A, drageon), sur les troncs cassés (B et C) ou couchés (E). Cette multiplication végétative favorise la constitution de réseaux horizontaux qui occupent la cavité (D, vue du dessus) et figent son comblement vertical.

## **2. Le cas des palmiers forestiers en entonnoirs**

Les palmiers de la Guyane française, comme généralement ceux de la plaine amazonienne, sont pour la plupart de petite ou moyenne taille, atteignant rarement la voûte mais plutôt caractéristiques des sous-bois forestiers (Kahn et de Castro, 1985; Kahn, 1986; Kahn et de Granville, 1992). La forme en entonnoir, ou tore en entonnoir, (Blanc, 1989) de l'ensemble assimilateur constitue celle qui, sans aucun doute, est la plus repérable en forêt. Plusieurs espèces adoptent cette forme en Guyane française, soit en constituant un stipe souterrain (*Astrocaryum paramaca*, *Scheelea maripensis*, *Orbignya polysticha*), soit à partir d'un stipe érigé (*Astrocaryum sciophilum*, *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*, *Oenocarpus bacaba*). Le paysage forestier de la Guyane est d'autant plus caractérisé par cette forme globale que le stade jeune acaulescent des palmiers à stipes persiste le temps d'établir une couronne de feuilles de taille adulte (Corner, 1966; de Granville, 1978).

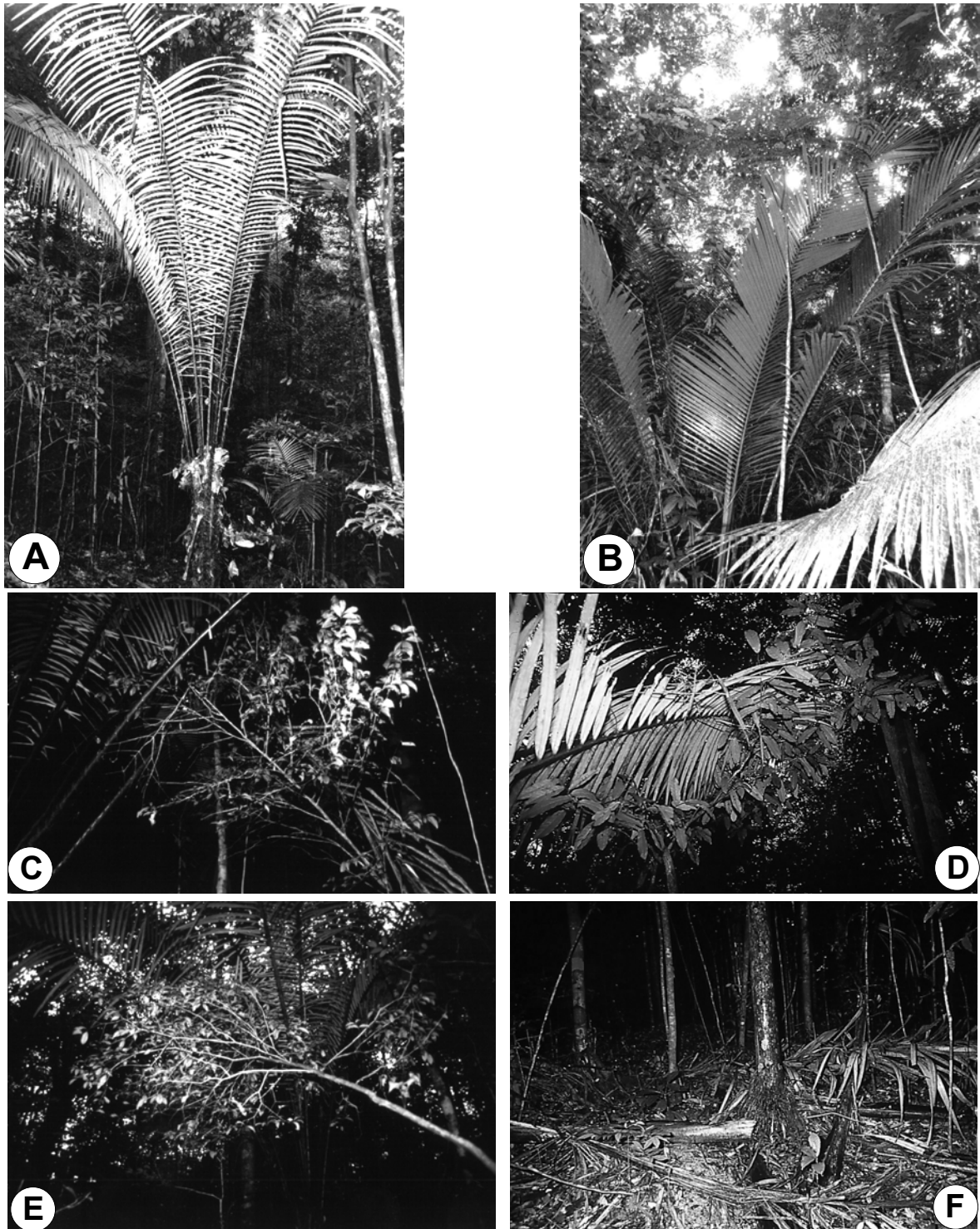
### **a) Le volume d'exclusion des palmiers en entonnoir**

L'entonnoir joue un rôle de collecteur de litière (de Granville, 1978; Raich, 1983; Holbrook et *al.*, 1985) et la dirige, en partie, vers son centre pour former, à la base du stipe, un manchon de terreau et de litière. De la même manière, le pétiole conduit l'eau de pluie collectée par l'ensemble du limbe à proximité du système racinaire (Raich, loc. cit.). Par ailleurs, la lumière mesurée sous les palmes exprime l'influence de la couronne entière (Yoda, 1978; Hogan, 1986; Denslow, et *al.*, 1991) ou du nombre et de la taille des folioles (Barile et Sangalang, 1990) sur la diminution significative de la radiation lumineuse directe et indirecte disponible sous l'entonnoir. Ces caractéristiques propres à la forme en entonnoir contribuent à entretenir sous l'ensemble assimilateur un volume d'exclusion par une altération locale des ressources nécessaires à la croissance et aux développements des plantes (eau, éléments nutritifs, quantité et qualité de lumière). L'exclusion se traduit par une corrélation négative entre la densité des plantules et celle des palmiers de sous-bois (Pinero et *al.*, 1986; Denslow et *al.*, 1991).

En dehors des facteurs limitants de nature nutritive (lumière, eau, litière) qui entretiennent un volume à faible potentiel de croissance, le mode de construction de la forme en entonnoir est responsable d'une série de traumatismes qui affecte, par son action continue, les jeunes arbres situés sous son influence (Figure 79 d'après Birnbaum, sous presse). La forme en entonnoir est construite par le rayonnement des feuilles émises depuis un point unique d'insertion (Tomlinson, 1962; Corner, 1966; Hallé et *al.*, 1978).

- L'émission d'une nouvelle feuille débute par la croissance verticale du limbe encore plié sur lui-même. La partie distale de la palme est mature alors que sa partie basale est toujours méristématique (Tomlinson, 1962, 1990 ; Kaplan, 1983). Dans cet état, elle se dresse depuis le centre de l'entonnoir comme une épée dirigée vers le haut. La présence d'un arbre au-dessus de l'entonnoir ne constitue pas un obstacle, le limbe dressé s'insinue dans la couronne sans subir de contraintes.

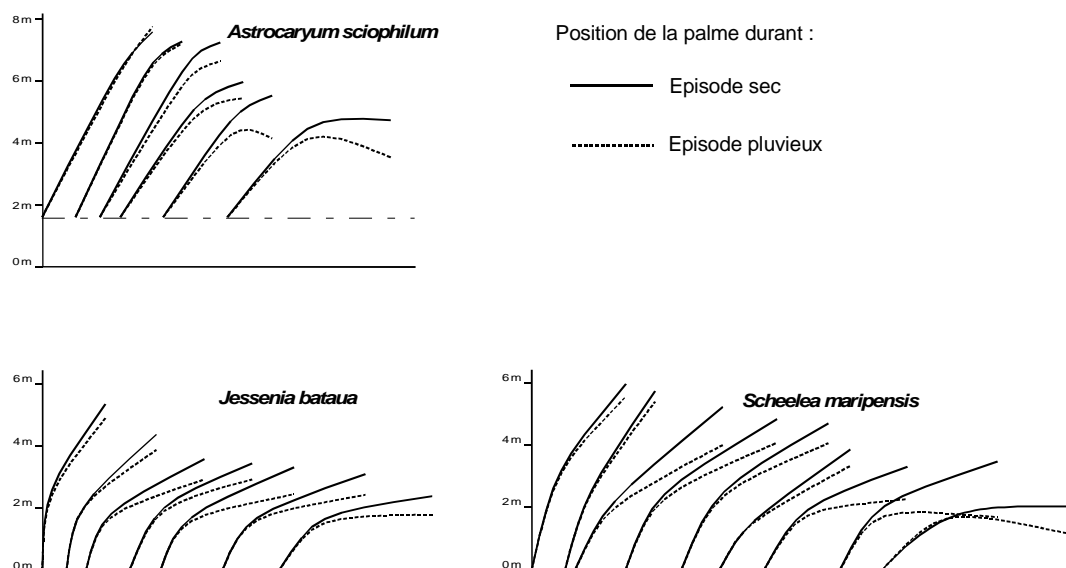
- Dès que la palme a atteint sa longueur définitive, le limbe se déchire progressivement, pour laisser apparaître les fausses folioles, tout en s'affaissant dans le plan horizontal. Le poids des palmes et la pression exercée par leur pétiole sont considérables (Tomlinson, 1962; Chazdon, 1986b) et leur système biomécanique de précontrainte leur apporte une forte résistance à la flexion (Chanson, comm. pers.). Durant l'affaissement, ces forces sont appliquées en continu sur le jeune arbre situé dans la course radiale de la palme (Figure 79c,e).
- Plus elle se rapproche du plan horizontal plus elle capte les débris provenant de la canopée. Les feuilles mortes et les petits rameaux s'accumulent sur son rachis, concourent à son affaissement et amplifient la pression exercée par la palme. Au contraire, les débris plus volumineux et plus lourds (branches, fruits) se faufilent entre les folioles (Blanc, 1989) pour finalement traumatiser les plantes et les plantules situées dessous.
- La course radiaire se poursuit jusqu'à la sénescence (Figure 79d,f). Selon l'espèce et surtout la présence de stipe, les palmes se couchent au sol (*A. paramaca*, *Scheelea maripensis*, *Bactris raphidacantha*) et recouvrent les germinations et les plantes de sous-bois, glissent maintenues le long du stipe par la base de la gaine foliaire (*Jessenia bataua*) et éliminent brutalement les plantules et les jeunes arbres ou se plient à la base du pétiole et effectuent un basculement vers le stipe (*Astrocaryum sciophilum*).



**Figure 79 : Le volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs**

**A)** Forme en entonnoir d'un *Astrocaryum sciophilum* et volume vide sous l'ensemble assimilateur. **B)** Exclusion des arbres situés sous l'influence des palmes de *Scheelea maripensis*. **C)** Courbure d'un jeune arbre par les palmes d'un *A. sciophilum*. **D)** Pression verticale exercée par une palme sénescence d'*A. sciophilum* sur l'ensemble assimilateur d'une *Lecythidaceae*. **E)** Courbure d'un arbre par la pression des palmes d'un *A. sciophilum*. **F)** Dégâts occasionnés par le glissement des palmes sénescences le long du stipe de *Jessenia bataua*, le volume d'exclusion adopte alors une forme cylindrique qui s'étend du sol à la couronne du palmier.

Durant tout son développement radiaire, la palme occupe successivement des positions différentes depuis la verticale jusqu'à l'horizontale. Ce mouvement est accentué durant une forte pluie. La quantité d'eau déposée sur le limbe augmente temporairement l'affaissement de la palme. Leur position, mesurée après 4 jours sans pluies et après un épisode pluvieux de 2 heures, change à leur extrémité d'une amplitude maximale de 1,34 m chez *S. maripensis*, 1 m chez *A. sciophilum* et 0,7 m chez *J. bataua*. Ce mouvement temporaire accroît l'amplitude de la zone de contact de la palme sur l'arbre (Figure 80). Le rachis est responsable des cassures d'apex tandis que la pression exercée par le limbe courbe les jeunes pousses et jusqu'à l'arbre entier dans certains cas. Cette série continue de traumatismes est répétée au même endroit selon un intervalle de temps déterminé par le plastochrone et la phyllotaxie du palmier. Par exemple, *Astrocaryum sciophilum* est caractérisé par une phyllotaxie de type 3/8 (l'angle de divergence moyen entre les palmes successives est de 135 °). Au rythme d'une production foliaire de 1 palme/an (1,07 palmes/an, Sist, 1989a), *A. sciophilum* émet tous les 8 ans une palme orientée dans la même direction. La durée de vie de cette palme est également de l'ordre de 8 années (8,5 ans, Van Der Steege, 1983) de sorte que lorsqu'elle a terminée sa course radiale une nouvelle feuille est émise exactement dans la même direction. L'action d'une seule palme est rarement fatale pour le jeune arbre mais la répétition, dans le temps, des mouvements et des traumatismes ralentie sa croissance verticale et peu, dans certains cas, entraîner sa mort.



**Figure 80 : Mouvements du limbe des palmiers en entonnoir avec le poids de la pluie**  
Chaque graphique représente toutes les palmes d'un individu d'une espèce de palmier et leur position avant et après un épisode pluvieux de 2 heures en saison sèche. (Remarque : La position des palmes est mesurée par trois points. Les palmes d'*A. sciophilum* prennent naissance à 1,5 m, hauteur du stipe et le *J. bataua* est dans sa phase juvénile, acaule).



Les traumatismes et la réduction énergétique s'inscrivent dans un volume hémisphérique dont le centre et le rayon correspondent, respectivement, au bourgeon et à la longueur moyenne des palmes. S'il était possible de suivre en accéléré le développement du palmier, ce volume apparaîtrait entièrement occupé par des palmes. Il représente le volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs dans lequel, la fréquence des traumatismes (facteurs biotiques) et l'altération des ressources (facteurs abiotiques) concourent à ralentir la régénération et la croissance des plantes (Figure 81).

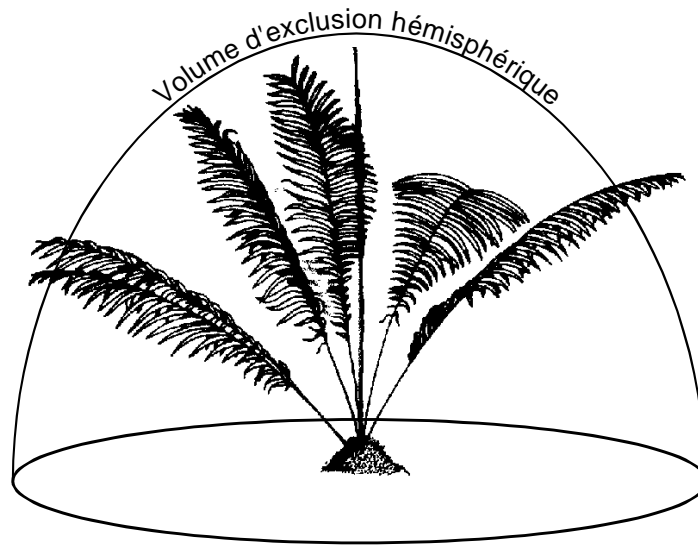
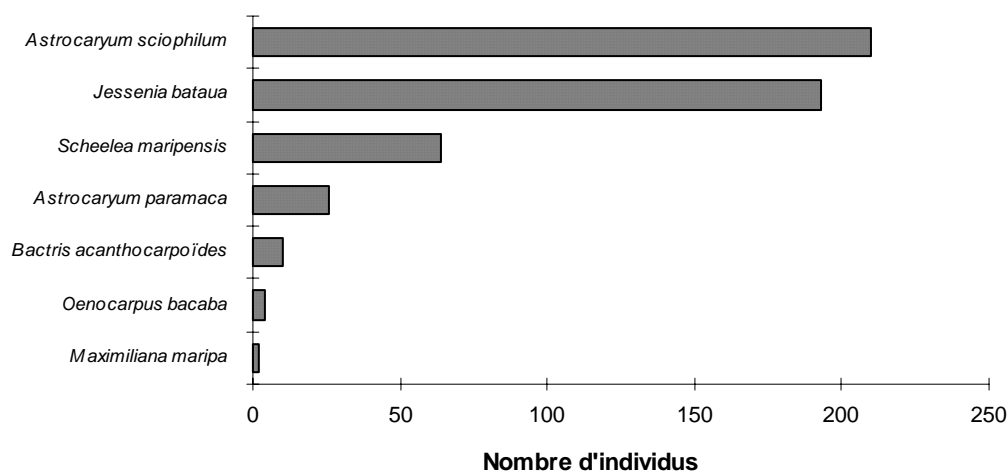


Figure 81 : Volume d'exclusion hémisphérique des palmiers en entonnoirs

*b) Influence du volume d'exclusion sur la structure du peuplement d'arbre*

Sur la parcelle 5B-10B, les palmiers en entonnoirs sont identifiés et localisés en coordonnées cartésiennes. Les quatre espèces les plus fréquentes sont retenues pour cette analyse (Figure 82). Il s'agit de *Astrocaryum sciophilum*, *A. paramaca*, *Scheelea maripensis* et *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*.



**Figure 82 : Distribution des espèces de palmiers en entonnoirs sur la parcelle 5B-10B**

La longueur mesurée de la plus longue palme représente le rayon du volume d'exclusion hémisphérique et sa projection au sol délimite une surface d'exclusion circulaire. L'échantillon de palmier est discrétisé en 11 classes de 1 m d'intervalle représentant le diamètre de la surface d'exclusion. Les palmiers dont la surface d'exclusion déborde des limites de la parcelle ne sont pas pris en compte dans le calcul.

En posant l'hypothèse que le volume d'exclusion n'a pas d'influence sur la structure du peuplement, le nombre de jeunes arbres (DBH=2-10cm) doit augmenter avec la superficie dans les proportions fixées par la densité du peuplement. Or, la corrélation entre la densité et la surface d'exclusion des palmiers est négative ( $R = -0,72$ ,  $P < 0,01$ , Figure 83) ce qui contredit l'hypothèse initiale. Plus la surface d'exclusion augmente plus la densité de jeunes arbres diminue. L'évolution du nombre d'arbres selon le diamètre s'écarte de la densité moyenne de la parcelle ( $d=0,23$ ) au-delà de 9 m de diamètre c'est-à-dire pour des palmiers dont les palmes mesurent au minimum 4,5m.

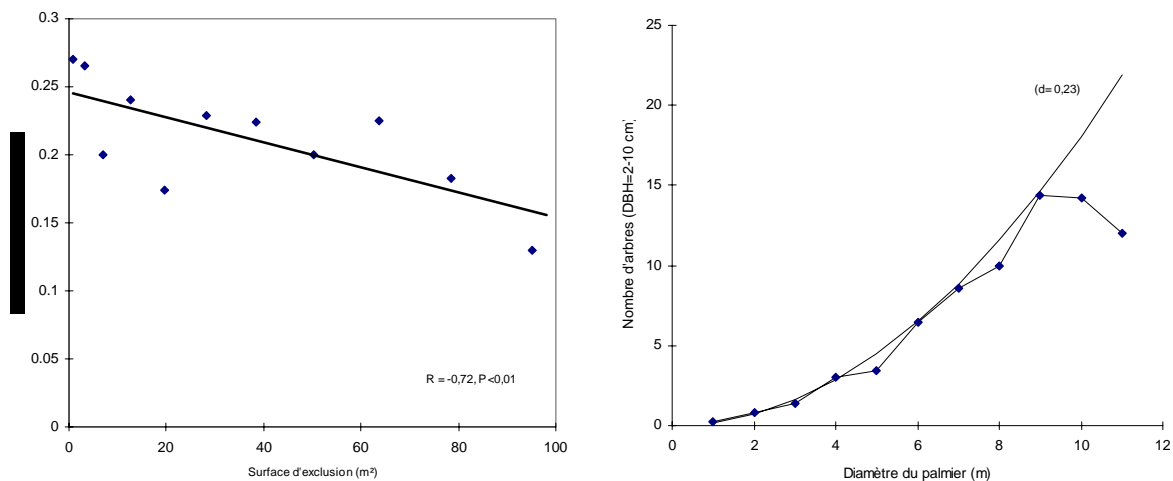
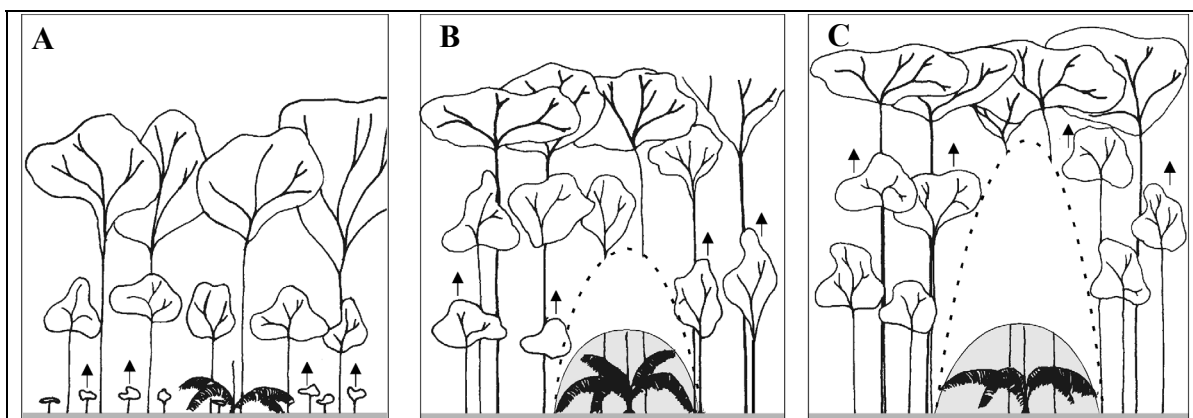


Figure 83 : Densité et nombre d'arbres (DBH = 2-10cm) selon la superficie ou le diamètre du volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs.

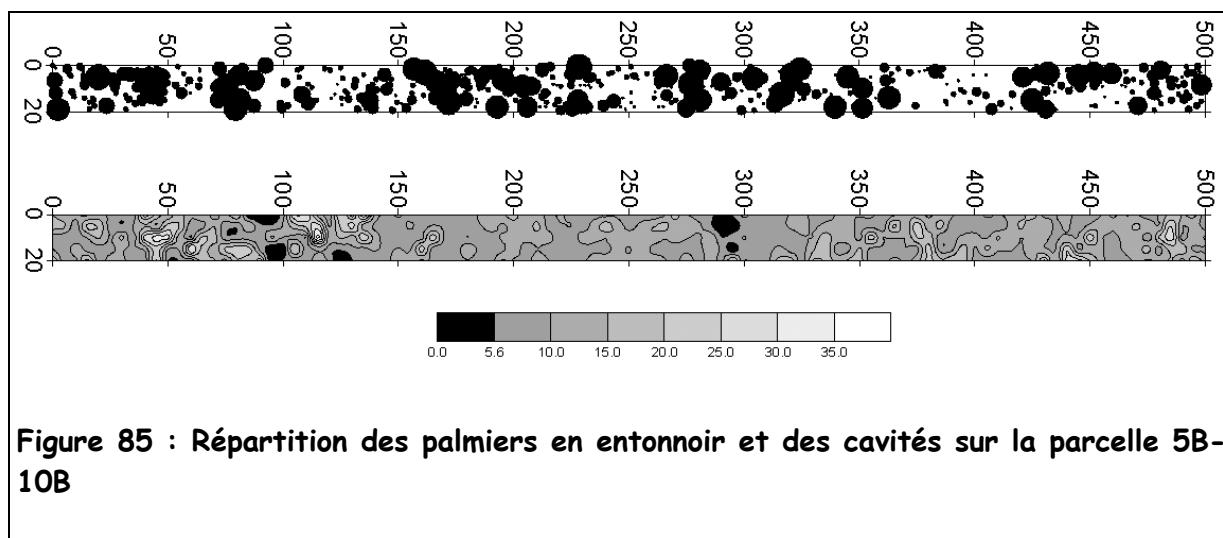
Le temps nécessaire pour que l'exclusion des plantules et des jeunes arbres se traduise par une réduction de l'effectif dans la classe des arbres 2-10 cm correspond au temps nécessaire pour que le palmier émette des palmes de 4,5 m de longueur. Cette longueur de palme représente la limite fixée par Sist (1989b) pour décrire le dernier stade juvénile d'*Astrocaryum sciophilum* à partir duquel le stipe adopte une croissance à géotropisme négatif. Il est difficile de connaître l'âge de ces palmiers lorsqu'ils sont acaulescent mais un *A. sciophilum* ayant un stipe de 2 m possède une centaine de cicatrice foliaire visible. Sachant qu'une palme est émise chaque année, ce palmier a mis un siècle pour construire ce stipe. L'exclusion, qui démarre dès la fin de la phase d'établissement ("establishment growth", Tomlinson, 1973), agit durant cette période sur la fluidité des ensembles herbacée et arborescent inférieur. La différence de fluidité entre l'intérieur et l'extérieur du volume d'exclusion se traduit, dans la structure forestière, par un volume vide situé au-dessus du palmier. Cet espace est occupable, à la différence du volume d'exclusion, mais son comblement ne peut s'effectuer que par l'expansion latérale de la couronnes des arbres situés en périphérie. S'il s'agit d'un palmier arborescent (*Jessenia bataua*, *Oenocarpus bacaba*, *Astrocaryum sciophilum*) il comblera lui-même le volume vide qu'il a créé. La Figure 84 schématise l'évolution et la simplification de cette structure forestière.



**Figure 84 : Représentation schématique de la différence de fluidité entre l'intérieur et l'extérieur du volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs.**

**A)** Phase d'établissement du palmier en sous-bois durant laquelle il construit une couronne de palmes adulte et un volume d'exclusion efficace **B)** Action du volume d'exclusion sur la régénération et la croissance des arbres. En dehors de ce volume la dynamique est plus fluide. **C)** Conséquence de l'exclusion sur la structure forestière. Le volume vide situé au-dessus de l'entonnoir est occupable mais inoccupé. S'il s'agit d'un palmier arborescent (*Jessenia bataua*, *Oenocarpus bacaba*) il occupera lui-même cet espace avec la croissance à géotropisme négatif de son stipe.

La distribution de ces grands palmiers sur la parcelle est en étroite relation avec les cavités dans la première unité de canopée haute (UCH-1) tandis qu'elle y est indifférente sur le reste de la parcelle (Figure 85). Cette distribution amène à considérer ces palmiers et principalement *Astrocaryum sciophilum* comme des inhibiteurs de la dynamique de comblement des cavités mais également comme des colonisateurs de secteurs non perturbés ni dans le sous-bois ni dans la canopée. Lorsqu'ils sont présents, ils sont rarement isolés et constituent des agrégats pouvant comporter les quatre espèces en mélange et des palmiers de diamètre différents. La superficie planaire totale occupée par les agrégats représente 4066.7 m<sup>2</sup> et comporte 811 arbres ( $d=0,2$ ) contre 1508 arbres sur 5933.3 m<sup>2</sup> restant de la parcelle ( $d=0,25$ ). Plus de 40 % de la parcelle est couverte par le volume d'exclusion d'un palmier ce qui représente une réduction importante de la fluidité dans le volume arborescent.



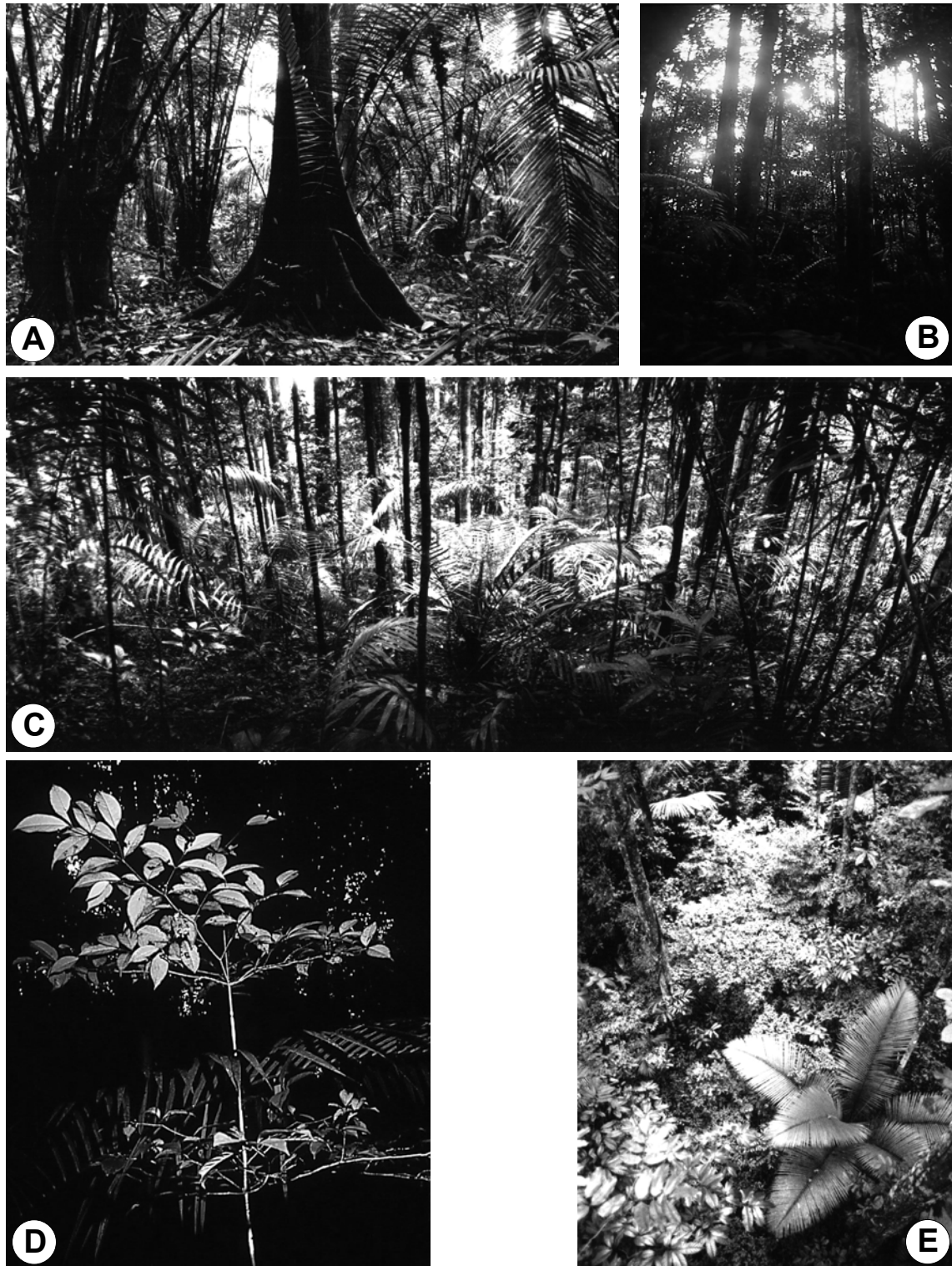
**Figure 85 : Répartition des palmiers en entonnoir et des cavités sur la parcelle 5B-10B**

Certaines forêts paraissent perturbées par cette invasion biologique et de Granville (1978) parle d'astrocaryose pour évoquer la maladie des forêts due à l'invasion de *Astrocaryum sciophilum*. Au camp des Nouragues, sur le "petit plateau", l'astrocaryose est généralisée sur une grande superficie et la structure forestière est marquée par l'absence d'arbres dans le volume arborescent (Figure 86a-c). A l'échelle de la structure forestière Oldeman (1974a) note : « *L'ensemble d'arbustes est interrompu par des Astrocaryum (Palmae) qui forment en fait un autre ensemble structural, se limitant à 8 mètres de hauteur. Par ailleurs, le plan (fig. 50) montre que ces deux ensembles s'excluent l'un l'autre, et que les arbustes dicotylédones et les palmiers ne se recouvrent pas* ». S'il est vrai que les *Astrocaryum* sont les palmiers en entonnoirs le plus fréquents et les plus grands en forêt guyanaise, ils s'associent indifféremment avec d'autres espèces de même forme et constituent des agrégats pluri-spécifiques. Sur la parcelle, ils sont par ailleurs très présents entre 150 et 300 m, c'est-à-dire dans le sous-bois occupé par *Rinorea amapensis*. L'association des palmiers et des *Rinorea* pourrait s'expliquer par le fait que cette dernière subit peu l'influence du volume d'exclusion hémisphérique. En effet, le monopode ou sympode (Oldeman, 1974a ; Hallé et *al.*, 1978) issu du dernier plateau s'insinue verticalement entre les palmes sans subir l'exclusion et construit le plateau suivant au-dessus du palmier (Figure 86d-e). Ces deux formes coexistent sans s'exclure.

Le volume d'exclusion hémisphérique des palmiers en entonnoirs se révèle très efficace pour entretenir un volume vide inoccupable par les arbres. Ces palmiers sont des inhibiteurs puissants de la dynamique de progression des arbres dans le volume arborescent. En Asie, d'autres espèces de palmiers en entonnoir jouent le même rôle dans la structure forestière, c'est le cas notamment de *Eugeissona triste* dans les forêts malaysiennes dont Wong (1959) donne une description éloquente : « *...on the slopes and crests of which it occurs gregariously to such an extent that other undergrowth species and saplings of main-storey and emergent species are largely excluded* ». En Guadeloupe, les fougères arborescentes et notamment *Cyathea muricata*, jouent le même rôle que les palmiers

guyanais. Les jeunes frondes se déroulent tout en s'affaissant dans le plan horizontal. Leur développement suit une course radiale en "jet d'eau" et les frondes successives balaient les jeunes arbres qui se trouvent sous leur influence. Lorsqu'elles sont âgées, elles se rabattent contre le stipe de sorte que leur volume d'exclusion décrit une sphère. Les conséquences sur la structure forestière sont identiques, le vide prend le dessus sur le plein et la structure se simplifie progressivement. Ces fougères forment des agrégats dans lesquels on retrouve d'autres espèces en entonnoirs, notamment *Cyathea innrayana*, *Asplundia rigida* et *Anthurium acaule*, une épiphyte de la canopée qui envahie pourtant le sol de ces forêts simplifiées. En Afrique, Massimba (1987) met en évidence le rôle d'une association d'herbacées en entonnoirs appartenant aux familles des Marantaceae et des Zingiberaceae dans la déstructuration de la forêt du Congo. Il décrit quantitativement la régression structurale de la forêt et conclut : « *La faible densité des arbres dans la forêt typique à Marantaceae/Zingiberaceae est la règle. Les arbres appartiennent presque tous à l'ensemble du présent et du présent-passé. (...) Le sous-bois arboré est remplacé par une masse dense impénétrable d'herbacées. Au niveau du sol, on observe des plantules mais elles meurent rapidement sans parvenir à émerger de la strate herbacée* ».

Qu'ils s'agissent des associations de Marantaceae-Zingiberaceae en Afrique, de Fougères-Cyclanthaceae-Araceae en Guadeloupe ou de palmiers en entonnoirs en Guyane, les agrégats sont pluri-spécifiques mais cependant "mono-morphiques". Dans ces agrégats, la forme est prépondérante sur l'espèce et, sans pouvoir donner une explication rationnelle à ces regroupements, on peut simplement conclure que les espèces de même forme s'associent et participent communément à l'exclusion des autres formes.



**Figure 86 : Inhibition de la dynamique du volume arborescent**

**A et C)** - Simplification de la structure forestière avec l'abondance des *Astrocaryum paramaca* dans une forêt de Saül (Photos J-J. de Granville). **B)** *Astrocaryum sciophilum* dans la forêt du "petit plateau" au Camp des Nouragues. Noter l'augmentation de la lumière qui résulte de la réduction du nombre d'arbres dans les ensembles arborescents. **D)** Coexistence de la forme en disques superposés (*Rinorea amapensis*) et de la forme en entonnoir (*Astrocaryum sciophilum*). **E)** Comblement d'une cavité et blocage de la dynamique arborescente par un palmier en entonnoir (*Scheelea maripensis*) et un réseau formé par plusieurs pieds juxtaposés de *R. amapensis*.

#### **D. Synthèse de la dynamique du volume arborescent**

A l'échelle macroscopique, les arbres progressent verticalement dans le volume arborescent. Cette direction est rigoureusement entretenue par la partie sommitale des couronnes qui régénère en continue les caractéristiques architecturales de l'espèce. Dans la forêt de la piste de St Elie, les arbres adultes sont tellement verticaux qu'il semble que la droiture des troncs soit un gage de survie. Les arbres au tronc courbé, plié ou cassé qui sont assez fréquents en sous-bois ne se retrouvent pas dans l'ensemble arborescent supérieur.

A l'échelle microscopique, la couronne s'ajuste aux conditions du voisinage (encombrement + ressources) par la dilatation ou la contraction de son ensemble assimilateur. La perte de la symétrie axiale intervient par l'allongement ou l'élagage des branches. Les espèces de l'ensemble inférieur ont, en moyenne, une expansion horizontale plus étendue que les espèces des ensembles supérieurs et émergents. Leur présence constitue un frein à la circulation des arbres des ensembles supérieurs ou émergents. Certaines de ces espèces ont une exploration horizontale limitée voire nulle lorsqu'ils sont dans une phase monocaule. Par le jeu du gradient d'élagage, ces couronnes cylindriques ont nécessairement une hauteur de feuillage réduite. Ce cylindre, court et étroit, représente une forme avantageuse pour progresser dans le volume arborescent.

L'encombrement spatial est la source majeure du ralentissement de la progression des arbres et de la dynamique du volume arborescent. Le contact horizontal aboutit à une perte de la symétrie axiale et la création d'une forme composite fonctionnelle comportant un ensemble assimilateur et un gradient d'élagage. Cette forme est une prémisses des réseaux continus horizontaux si les individus ont le même potentiel de croissance ou temporaire si les individus ont un mode de progression différent. Le contact vertical est exclusif et agit par l'intermédiaire d'un volume vide non occupable, le volume d'exclusion. Il intervient quelque soit l'espèce ou la forme considérée. Il est la contrepartie inéluctable de l'assimilation photosynthétique. L'influence du volume d'exclusion suit l'ordre inverse des gradients énergétiques, elle est maximale en sous-bois et perd de son activité à mesure que l'intensité lumineuse augmente. Cependant, la limite individuelle est rarement franchie. Que l'on soit dans la canopée ou dans le sous-bois, les branches des arbres ne s'enchevêtrent pas, elles se juxtaposent ou s'emboîtent. En guise d'exception, dans certaines forêts tempérées des Etats Unis (State Park of Myrtle beach, South Carolina), la limite individuelle des arbres est franchie par *Magnolia grandiflora* qui émet des axes vigoureux à développement vertical stricte qui pénètrent à l'intérieur de la couronne des arbres (Blanc, comm. pers.). Ce comportement lui confère une progression verticale sans contrainte et une tendance marquée à envahir ces forêts.

La fluidité et la composition de l'ensemble inférieur permet de prévoir une évolution théorique de la forêt. Si la banque de graine du sol fournit des espèces variées, appartenant aux trois ensembles arborescents, la composition de l'ensemble inférieur est équilibrée et



les ensembles supérieurs et émergents sont alimentés. La fluidité représente l'inverse du taux d'occupation horizontal de l'espace. Plus ce taux d'occupation est important dans l'ensemble arborescent inférieur plus les jeunes arbres seront confrontés au contact vertical et à l'exclusion. Ces deux composantes, fluidité et composition du mélange dans l'ensemble inférieur, définissent les paramètres de la dynamique du volume arborescent. Ni la fluidité ni la composition ne sont identiques en tout point de la parcelle. Lorsque la progression intervient dans une cavité, les espèces qui participent à son comblement trouvent un encombrement spatial minimal donc une fluidité maximale. La composition initiale du groupe de comblement détermine la structure forestière finale qui occupera le volume de la cavité. Les rapports d'exclusion ou d'association entre les couronnes interviennent dans le groupe de comblement. Si la structure finale est réalisée par la superposition des trois ensembles arborescents, le remplacement éventuel d'une pièce de la canopée par le phénomène de substitution autorise l'accès à l'état homéostatique le plus complexe. Cette substitution est un étape déterminante dans la structuration de la forêt. Lors du remplacement, la structure de toute la colonne forestière est remise en jeu et on parlera plutôt de substitution régressive, homologue ou progressive pour désigner l'évolution du niveau de l'état homéostatique.

Les cavités sont le site d'espèces colonisatrices (*Astrocaryum sciophilum* ou *Anaxagorea dolichocarpa*) qui y constituent des agrégats monospécifiques et/ou monomorphiques. Ces agrégats déséquilibrent la composition du groupe de comblement et réduit sa fluidité. Les cavités sont comblées par une seule espèce abondante et le potentiel structural est réduit à un seul ensemble arborescent. Le volume arborescent se creuse progressivement de volumes vides qui traduisent l'absence d'arbre dans les ensembles supérieur et émergent. En Guyane, les palmiers en entonnoirs sont des inhibiteurs très puissants de la dynamique arborescente. La constitution d'agrégats mêlant plusieurs espèces d'âge différent entretient l'inhibition de la dynamique. A un niveau plus faible, *Rinorea amapensis* construit des réseaux horizontaux par une multiplication végétative active et bloque localement la progression des arbres dans l'ensemble inférieur.

La dynamique du volume arborescent est, en plusieurs points, comparable à la circulation de l'eau dans le sol. L'orientation est gouvernée par un axe vertical principal et une liberté tridimensionnelle restreinte. L'eau de pluie est composée d'un mélange d'éléments nutritifs et la forêt de trois ensembles arborescents. Le drainage définit la pénétration verticale de l'eau et la fluidité de l'ensemble inférieur celle des arbres supérieurs et émergents. Enfin, la couche d'altérite bloque ce drainage verticale et les agrégats horizontaux inhibent la progression des couronnes vers leur hauteur de référence. Pour conclure cette homologie, je vois le volume arborescent comme un liquide figé qui coule du bas vers le haut et dont la composition et la fluidité varient dans l'espace et dans le temps.

## VI. Synthèse et Discussion générale

### A. La structure forestière

L'analyse des volumes occupés révèle une organisation forestière qui s'établit dans un continuum structural entre les forêts perturbées (forêts secondaires, primaires perturbées, chablis) et les forêts intactes. Les forêts perturbées sont marquées par une faible diversité floristique qui masque en fait une diminution du nombre des ensembles arborescents et de l'hétérogénéité en termes de hauteurs maximales et de durée de vie des espèces. Dans la structure forestière cette composition homogène forme une strate unique et une canopée horizontale. L'enrichissement floristique complexifie la structure en augmentant les variations individuelles dans le peuplement. Parallèlement, l'expression de ce potentiel individuel se traduit par une augmentation progressive de la hauteur et des ondulations de la surface de la canopée. Lorsque la forêt est haute, elle s'organise en trois ensembles arborescents superposés.

La structure à trois ensembles arborescents est-elle intrinsèque à la forêt guyanaise ou caractéristique de sa hauteur ? La distribution du diamètre maximal de chaque espèce sur la parcelle de 10 ha fournit une base pratique pour discriminer les espèces selon leur potentiel mais si elles existent que représentent ces limites ? Par quelle théorie peut-on expliquer que le potentiel des arbres soit discrétisé plutôt que continu ?

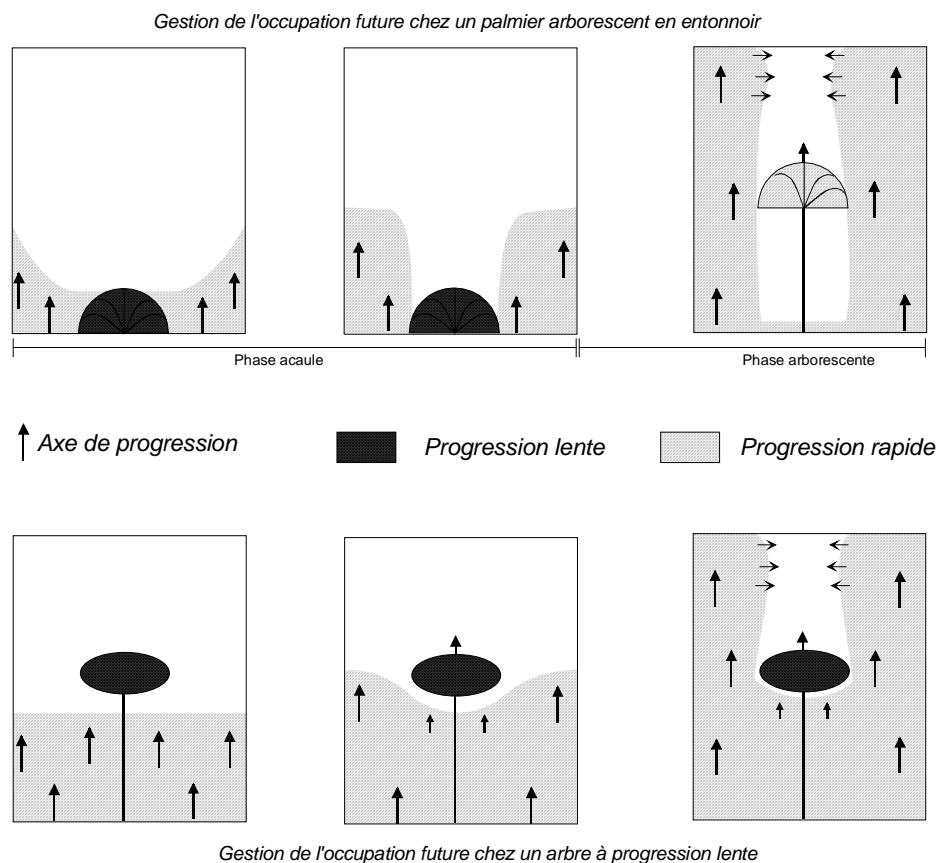
Le discernement des ensembles arborescents s'applique sur le taux d'occupation de l'espace, il inclut à la fois le nombre d'individus et le volume occupé par chaque individu. A mesure que l'on monte dans le volume arborescent, le nombre d'individus diminue tandis que le volume occupé par chaque individu augmente. L'ensemble inférieur comporte beaucoup d'individus occupant chacun un faible volume tandis que l'ensemble supérieur comporte peu d'individus occupant un grand volume. Les hauteurs de références représentent donc les hauteurs pour lesquels le ratio entre le nombre d'individus et le volume de chacun est maximal. En forêt primaire, l'ensemble émergent occupe un espace restreint au-dessus de 40 m. En revanche, les deux autres ensembles occupent la même proportion de l'espace soit 40 % au niveau des hauteurs de références (cf. Figure 23). Par ailleurs, cette même proportion se retrouve dans la stratification ponctuelle quelque soit le type forestier et la hauteur de la canopée (cf. § III.B.2). Faut-il voir dans cet équilibre une limite à l'occupation du volume arborescent ? Cette relation qui lie un volume occupé et un volume inoccupé par une proportion constante rejoint nettement la relation inéluctable qui lie l'absorption photosynthétique et la réduction énergétique immédiatement sous l'ensemble assimilateur ou encore la relation entre le volume occupé par une couronne et le volume d'exclusion inoccupé situé immédiatement en dessous. Chacune de ces relations suit le principe général qui relie l'ombre et la lumière. Les plantes étant dépendantes de cette lumière, cette alternance se traduit par une relation entre le plein (strate ponctuelle, hauteur de référence, couronne, ensemble assimilateur) et le vide (espace entre les strates ponctuelle, entre les ensembles arborescents, volume d'exclusion, gradient d'élagage). En forêt de la Piste de St. Elie, le rapport entre l'espace occupé et inoccupé s'équilibre autour

de 40 %. Ce ratio serait à rapprocher du coefficient d'extinction lumineux du volume arborescent. La structure à trois ensembles superposés serait alors caractéristique de ce coefficient d'extinction. Les hauteurs de références correspondent aux hauteurs les plus énergétiques d'une forêt tandis que les hauteurs les moins occupées sont la contrepartie de cette occupation. Finalement, la structure en ensembles arborescents superposés reproduit la physionomie des arbres en disques superposés comportant un gradient d'élagage sous chaque disque. Cette forme est optimisée pour capter l'énergie latérale diffuse. La forêt en ensembles superposés pourrait constituer une organisation optimale de la répartition des ensembles assimilateurs à la distribution graduelle de l'énergie lumineuse. Le nombre d'ensemble arborescent serait déterminé par la hauteur de la canopée plutôt que par sa diversité spécifique.

## **B. La dynamique du volume arborescent**

L'aboutissement à une structure organisée, c'est-à-dire qui maximise la distribution des volumes occupés en fonction de la distribution énergétique, est le résultat d'une migration individuelle des couronnes vers les hauteurs de références. Au cours de cette progression, ils rentrent en collision avec d'autres couronnes ayant une vitesse de progression plus lente ou ayant rejoint leur hauteur de référence. L'obstacle se compose à la fois du volume occupé et du volume d'exclusion. La rigueur de la verticalité ne leur permet ni de contourner ni de traverser ces obstacles. Ils deviennent des arbres esclaves de la dynamique d'un arbre maître. Cette rectitude de la circulation est une faiblesse pour l'arbre esclave mais constitue une force pour l'arbre maître. Le blocage exercé par leur couronne leur offre une voie de gestion indirecte de l'espace situé au-dessus d'eux ("occupation future"). Plus le blocage est efficace et permanent sous la couronne plus il protège l'espace situé au-dessus. Cette relation conduit à définir des stratégies d'occupation de l'espace puisqu'un volume occupé induit un volume inoccupable sous la couronne et préserve indirectement un volume occupable au-dessus de la couronne. Cette gestion très générale a été évoquée dans le cas des palmiers arborescents (*Jessenia bataua* subsp. *bataua*, *Oenocarpus bacaba*) qui entretiennent, durant leur phase d'installation acaule, un volume vide au-dessus de leur couronne qu'ils occuperont avec le développement de leur stipe. Elle se généralise à toutes les couronnes qui progressent verticalement dans le volume arborescent. Un *Eperua falcata* qui construit des plateaux successifs superposés contrôle la progression de son ensemble assimilateur. Le plateau le plus ancien exerce une forte exclusion sur les arbres situés sous son influence tandis que les plateaux plus récents bénéficient de l'espace préservé au-dessus. Si cette exclusion se maintient au même endroit elle entretient un faible potentiel de croissance sous la couronne et un vide important au-dessus (Figure 87). Cette particularité permet aux arbres à progression lente de circuler dans le volume arborescent avec la même aptitude que les arbres à progression rapide.

Il existe finalement une balance entre la vitesse de progression et l'efficacité du volume d'exclusion. Durant sa progression, un arbre à croissance rapide rencontre plus de couronnes qu'il n'en bloque. Le volume d'exclusion est peu nécessaire tandis qu'une couronne cylindrique à hauteur restreinte représente la forme la plus adaptée pour éviter les obstacles. Au contraire, un arbre à progression lente aura intérêt à augmenter son aire horizontale d'occupation pour accroître la taille et l'efficacité du volume d'exclusion. Les arbres à couronnes cylindriques ont-ils une progression plus rapide que les arbres à couronne en dôme ou ellipsoïde ? A priori, il semble raisonnable de penser qu'un arbre ayant une exploration horizontale limitée ait, en revanche une progression verticale rapide mais cette relation reste tout de même hypothétique. La vitesse de croissance ne paraît pas être un atout dans la progression des couronnes pour rejoindre leur hauteur de référence.



**Figure 87 : Gestion de l'espace par un palmier arborescent et un arbre à progression lente.** Le blocage exercé par le volume exclusion sur les arbres à progression rapide libère un espace occupable au-dessus de la couronne. Son comblement intervient latéralement par l'allongement des branches des arbres périphériques et par la progression lente de l'arbre.

La limite de l'individu constitue une barrière rarement franchie en forêt. Les couronnes s'ajustent mais ne s'enchevêtrent qu'exceptionnellement. Pourtant le fonctionnement est peu dépendant de cet échelle individuelle. Les arbres s'associent en formes composites fonctionnelles composées d'un ensemble assimilateur et d'un gradient d'élagage unique, ils constituent des groupes d'émergents dans la canopée et interviennent en groupes de comblement dans les cavités. Par ailleurs, les groupes s'éliminent en commun ; un chablis ou une cavité cylindrique réunissent un ensemble d'arbre. Comment peut-on passer d'un mélange de comportement individuel à un fonctionnement organisé en groupes ? Les groupes de comblement contiennent des arbres ayant des potentiels différents mais ils participent ensemble dans l'intérêt commun de la dynamique du volume arborescent. Ils comblent le volume occupable et reconstruisent une colonne forestière hétérogène. Les groupes émergents réunissent donc des arbres ayant des hauteurs communes mais comportent une hétérogénéité dans le volume arborescent par la juxtaposition de groupes

de comblement d'âge et de composition différents. La structure du groupe émergent est homogène parce qu'elle contient une même gamme d'hétérogénéité. Finalement, les ensembles arborescents fixent les changements d'échelle. Les arbres d'un même ensemble arborescent ont des formes, des exigences et des tolérances variables d'une espèce à l'autre mais ils se réunissent dans un même intervalle de hauteur. Cela ne signifie pas qu'il bénéficie toujours des mêmes conditions énergétiques. Un arbre de l'ensemble arborescent inférieur peut indifféremment former la canopée si celle-ci est basse ou se trouver sous les deux autres ensembles arborescents (supérieurs et émergents) s'il se situe sous un groupe d'émergent. Leur rôle dans la structure dépend donc de la présence des autres ensembles arborescents. Considéré séparément, les ensembles arborescents ne représentent aucune autre information qu'une gamme de hauteur maximale tandis que regroupés dans une structure arborescente superposée, ils s'accordent à la définition des synusies introduites par Gams (1918) et repris par Richards (1952) : « *A synusia is thus a group of plants of similar life-form, filling the same niche and playing a similar role, in the community in which it forms a part* ».

### C. La dynamique forestière

La dynamique du volume arborescent fait intervenir deux phénomènes concomitants : (1) l'étirement et le plissement de la surface de la canopée qui fixent le niveau de l'état homéostatique du volume arborescent - (2) Le comblement des cavités et la progression des couronnes vers les hauteurs de référence, qui réalisent cet état homéostatique. Ces deux dynamiques sont liées par leur réciprocité. L'augmentation de la hauteur de la canopée dans des groupes émergents s'accompagne de la création de cavités dans le volume arborescent. Leur vitesse de comblement et la fluidité de la progression des couronnes définissent à leur tour la pérennité de cette canopée haute et l'alimentation des groupes émergents. Ce fonctionnement synchrone est réalisé dans la première UCH de la parcelle. La composition et la fluidité de l'ensemble inférieur rendent possible la substitution homologue, c'est-à-dire le remplacement d'une "pièce usée" de la canopée par une pièce appartenant au même ensemble arborescent. Qu'il y ait une cavité dans le volume arborescent ou une trouée cylindrique dans la canopée, le groupe de comblement est constitué d'espèces appartenant aux trois ensembles arborescents initiaux. La dynamique du volume arborescent s'effectue toujours dans le même état homéostatique, elle consiste à entretenir perpétuellement la superposition des trois ensembles arborescents. Cette dynamique ne s'inscrit dans aucun cycle, elle forme une tendance structurale vers laquelle l'organisation forestière progresse sans qu'il n'y ait de fin prédéterminée, c'est une organisation dynamique. Elle peut durer un temps infini si elle ne rencontre pas de contraintes dépréciant le niveau de l'état homéostatique (Figure 88).

1. Les contraintes à l'organisation dynamique du volume arborescent proviennent de l'insertion d'espèces agrégatives dans la structure qui modifient la fluidité et la composition du "robinet" alimentant les ensembles arborescents. L'agrégation de certaines espèces dans les cavités (*Anaxagorea dolichocarpa*, *Astrocaryum sciophilum*) ou la formation de réseaux horizontaux (*Rinorea amapensis*) exercent une contrainte de ce type, lente et permanente. Si le comblement des cavités est inhibé ou ralenti par des espèces inhibitrices alors leur nombre augmente et le volume arborescent se creuse progressivement à l'intérieur. La forêt se mine de trouées à l'image d'une poutre creusée par des termites.

La structure du volume arborescent se simplifie mais peut elle s'éliminer totalement ? Si la probabilité qu'une plantule d'arbre traverse ces structures horizontales est faible, en revanche le jeune arbre qui évite ce blocage, bénéficie d'un volume vide occupable. Il peut donc progresser sans contrainte et rejoindre sa hauteur de référence en réalisant l'écotopex maximal de l'espèce. La simplification de la structure est restreinte par cette probabilité, faible mais non nulle, qu'une plantule progresse dans la structure bloquée. Le nombre minimal d'arbres s'exprimerait par un rapport entre le nombre de germination et leur probabilité de franchir ces réseaux horizontaux (pour 100 plantules d'arbres et une probabilité qu'une plantule sur 100 traverse le réseau, la structure minimale est un arbre). Cependant, plus la structure se simplifie sur des grandes

superficiers, plus le nombre de plantule diminue par le manque d'apport séminal arborescent. Ainsi, le blocage de l'organisation dynamique introduit un déséquilibre dans la composition des ensembles arborescents qui amplifie la réduction structurale. En outre, lorsqu'elle ne comporte plus que quelques arbres la forêt devient très lumineuse. Cette augmentation énergétique peut à son tour devenir une contrainte au développement des agrégats et provoquer le déclenchement de la phase de construction d'un nouveau volume arborescent. En effet, si les palmiers en entonnoirs réduisent significativement le nombre d'arbre, ils paraissent en outre incapables de survivre au plein éclaircissement et ne se rencontrent jamais formant des agrégats sur les bords de Piste ou des routes guyanaises. Lorsque le niveau énergétique est élevé, il exerce une contrainte sur le développement des palmiers et favorise parallèlement la croissance des espèces héliophiles. Ces arbres à développement rapide sont par ailleurs moins sensibles au volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs dont l'action mécanique est efficace uniquement si elle perdure. Ils franchissent facilement le volume d'exclusion des palmiers, en ne subissant la pression que d'une ou de deux palmes, et bénéficient de l'espace disponible au dessus de l'entonnoir. Pour que les agrégats conduisent à une élimination totale de la forêt, les espèces doivent à la fois être adaptées au faible éclaircissement du sous-bois pour s'insérer dans la structure arborescent et former des agrégats et à la fois supporter le plein éclaircissement pour transformer la structure arborescent diversifiée en une structure monospécifique ou monomorphique. Cette caractéristique est au coeur du problème de l'invasion des îles de Tahiti et de Moorea par *Miconia calvenscens*. Cette espèce appartient à l'ensemble inférieur des forêts péri-amazoniennes et serait plutôt inféodée aux milieux perturbés de bords de piste ou de route. A Tahiti, la forêt indigène est basse (< 15 m) et l'éclaircissement en sous-bois est assez important (4-6 %, Birnbaum 1991). L'apparition de *Miconia* est favorisée par cette structure particulière. Elle germe parfaitement dans ces conditions lumineuses et se développe aisément en sous-bois grâce notamment à ses grandes feuilles couvertes d'un pigment anthocyannique sur la face inférieure qui augmente la captation des rayons lumineux (Blanc, 1989). Elle progresse dans le volume arborescent par un ajustement de sa couronne et atteint la canopée où elle fleurit et développe sa couronne à symétrie radiaire (cf. §. Introduction). La quantité de graine produite, leur viabilité et la multiplication végétative efficace concourent à former les agrégats autour du pied isolé dans la canopée. Plus l'invasion est importante moins les conditions lumineuses sont favorables. En canopée, les feuilles de *Miconia* sont jaunies, abîmées, cloquées et réduites à une taille minimale mais les arbres ne meurent pas, ils supportent les conditions énergétiques maximales. Dans le sous-bois d'une forêt envahie, la lumière est faible (< 1%, Birnbaum, 1991) et la couleur est rouge sombre due au revers des feuilles. Ces conditions ne changent pas le comportement envahissant de *Miconia*, les graines germent, la multiplication végétative fonctionne activement et les plantules grandissent. En revanche, l'invasion se traduit par une diminution significative du nombre de germination des espèces indigènes (Gaubert, 1991). La forêt originelle se transforme intégralement vers une forêt monospécifique. Le fait que *Miconia* supporte à la fois les conditions sombre et rouge de son sous-bois et les conditions éclairées de la



canopée lui donne la possibilité d'effectuer intégralement la transformation structurale de la forêt tahitienne.

Ainsi, s'il convient de dissocier les plantes envahissantes des plantes abondantes par cette aptitude à transformer ou non la structure il faut en rejeter la distinction généralement employée qui porte sur l'origine de l'espèce. Je crois que la notion de plante envahissante doit se dissocier intégralement de la notion de plante introduite. Une plante introduite envahissante n'est pas nécessairement plus abondante qu'une plante indigène envahissante. Ainsi la forêt de lianes des Nouragues, si sa régression structurale est confirmée, doit être perçue comme une forêt envahie et le *Neea sp.* comme l'espèce indigène envahissante. La distinction entre une espèce envahissante et une espèce abondante se situe dans sa capacité à transformer la structure forestière hétérogène en une structure monomorphique. Les plantes envahissantes effectuent intégralement cette transformation, les plantes abondantes simplifient la structure mais ne sont pas capables de la supprimer totalement. En Guyane, plusieurs espèces peuvent devenir envahissante dans certaines forêts basses (*Miconia fragilis*, *M. mirabilis*, *Isertia coccinea*). Il convient de surveiller très attentivement ces espèces lors du contrôle phytosanitaire exercé aux frontières des îles ayant des forêts basses. *Miconia calvescens* a fait l'objet d'un arrêté préfectoral polynésien stipulant son interdiction de transport, de bouturage et de commercialisation. Il est maintenant nécessaire de dresser une liste rouge de toutes les espèces susceptibles de jouer le même rôle parce que l'invasion de Tahiti est un exemple de la fragilité d'une structure et que la disparition de nombreuses espèces endémiques (Birnbaum, 1989) en est une conséquence irréversible.

2. Les contraintes ont une origine accidentelle et brutale après l'intervention d'une perturbation qui ramène le volume arborescent à l'étape de sa construction. Le niveau énergétique modifie la composition du groupe de comblement qui ne comporte plus qu'un seul ensemble arborescent formé d'espèces héliophiles à croissance rapide ("pionnières"). La structure est simple, organisée autour d'une strate unique et une canopée horizontale. Cette structure est organisée tant que l'enrichissement floristique n'introduit pas des espèces appartenant aux autres ensembles arborescents. La construction d'un volume arborescent à trois ensembles superposés s'accompagne d'une augmentation de la hauteur de la canopée (comblement) et d'un enrichissement d'espèces ayant des hauteurs maximales différentes (succession forestière). Chaque espèce héliophile remplacée par une espèce appartenant à un ensemble arborescent supérieur ou émergent est une marche franchie vers la construction d'un volume arborescent organisé. Lorsque le comblement de la perturbation contient les trois ensembles arborescents, il rejoint le niveau homéostatique le plus complexe. Pour réaliser cet état, sa canopée s'étire avec la croissance en hauteur des ensembles supérieur et émergent. Les différences de hauteurs deviennent importantes et la surface de la canopée ondule de plus en plus. L'organisation dynamique du volume arborescent reprend le contrôle de cette structure. Ce passage réciproque d'une canopée haute et

ondulante à une canopée basse et horizontale constitue le cycle sylvigénétique. Chaque phase (un arbre ou un ensemble d'arbre) constitue une étape de ce cycle et représente une pièce de la mosaïque forestière (Aubréville, 1938; Richards, 1952 ; Oldeman, 1974a; Whitmore, 1975 ; 1978; Torquebiau, 1984, Oldeman, 1990...). Whitmore (1975) interprète les phases sylvigénétiques comme des unités homogènes de canopée ("Canopy phases") appartenant à trois catégories de hauteur ("Gap"; "Building" et "Mature phases"). Du point de vue de la structure, la phase de construction diffère peu de la forêt secondaire de Arbocel. Les couronnes sont réparties autour d'une hauteur moyenne avec peu de variations et la canopée est horizontale. Par ailleurs, les quatre espèces les plus fréquentes de la canopée de Arbocel existent dans la parcelle 5B-10B en nombre faible mais suffisant pour présumer que le continuum entre la forêt dite "secondaire" et la forêt dite "primaire" est identique au continuum entre la phase de construction et la phase d'organisation du volume arborescent. Qu'il s'agisse d'un chablis simple ou multiple, d'un abattis amérindien ou contemporain, d'un feu de forêt millénaire ou de la foudre<sup>13</sup> la construction du volume arborescent suit les mêmes étapes structurales mais diffère par les échelles de temps et de superficie. Dans tous les cas la dynamique s'oriente vers la construction d'une forêt comportant trois ensembles arborescents.

Dans la forêt de la Piste de St Elie, les chablis se réunissent dans des secteurs privilégiés de notre parcelle formant des groupes de chablis récents ou anciens, simples ou multiples. Sur la photographie aérienne, ces groupes de chablis sont également concentrés dans un même secteur traversant les quadrats 6B et 8B de la parcelle de 10 ha (Cf. Figure 41). Les paramètres physiques (circulation des vents, orientation des pluies), pédologiques (sol sableux ou peu profond) ou topographiques (pentes abruptes) concourent très certainement à entretenir la chute des arbres de la canopée dans des secteurs privilégiés. Ces forêts s'inscrivent en permanence dans la dynamique du cycle sylvigénétique et passent alternativement d'une phase longue de construction à une phase brutale de destruction. Au contraire, les zones moins marquées par les chablis, comme la première UCH de la parcelle, se trouvent dans un état homéostatique à trois ensembles arborescents et s'inscrivent dans une organisation dynamique du volume arborescent. Toutefois, si un chablis intervient accidentellement, elles suivent toutes les étapes du cycle sylvigénétique pour reconstruire un volume arborescent possédant les trois ensembles et réintégrer ainsi le niveau homéostatique le plus complexe. La forêt peut donc être considérée dans son ensemble suivant ces modèles de dynamique. Celle de la Piste de St Elie contient des secteurs dans lesquels le renouvellement est régi par le seul cycle sylvigénétique (groupes de perturbation, UCB), d'autres pour lesquels la structure est entretenue par une dynamique homéostatique (groupes émergents, UCH) et enfin des zones accidentellement perturbées qui reconstruisent leur volume arborescent pour atteindre leur dynamique homéostatique (Arbocel). Il devient très difficile d'appliquer un même coefficient de renouvellement sans distinguer ses différentes modalités. Certaines structures traversent les

---

<sup>13</sup> Magnusson et al. (1996) décrivent des trouées créées par la foudre mesurant plus de 600 m<sup>2</sup> dans une forêt brésilienne aux environs de Manaus.

siècles voire les millénaires. Les cavités se créent et se combler, les trouées dans la canopée sont cicatrisées par les arbres sous-jacents. Leur fonctionnement est assuré par le remplacement progressif des arbres morts par d'autres plus jeunes. La forêt ne vieillit pas ni ne rajeunit, elle s'entretient. D'autres structures ont une durée de vie limitée par la taille des arbres. Lorsqu'ils atteignent leur hauteur critique, les conditions abiotiques favorisent leur chute et la structure disparaît. Le renouvellement de la structure intervient d'un seul bloc. Ces deux dynamiques de renouvellement s'opposent et, par analogie au mode de renouvellement du feuillage des arbres tropicaux on pourra parler de forêt caduque si le mode de renouvellement suit la série construction - vieillissement - destruction (cycle sylvigénétique) ou de forêt persistante si le renouvellement intervient progressivement par le remplacement des parties âgées (organisation dynamique). Dans notre parcelle, les groupes de perturbations fonctionnent sur le modèle caduque ; la structure se construit, vieillie et disparaît pour se renouveler. Au contraire, les groupes émergents fonctionnent selon le modèle persistant ; la structure se construit et s'entretient perpétuellement. Les forêts caduques apparaissent lorsque les conditions extérieures initient une contrainte au renouvellement progressif. Selon le type de forêt, les contraintes appliquées à la dynamique homéostatique s'expriment sporadiquement ou régulièrement de sorte que le cycle sylvigénétique représente respectivement un mode de cicatrisation ou le seul moteur de la dynamique forestière. Les forêts ripicoles, dont le rythme de renouvellement est dicté par celui des berges (Choubert, 1957), fonctionnent entièrement sur le modèle caduque. Les forêts sur pente forte, inexistantes en Guyane mais que l'on trouve sur le flanc des volcans (Mt Kerinci, Sumatra ; Mt Merapi, Java, Mt Cameroun), sur les parois presque verticales des crêtes des îles hautes de Polynésie française (Tahiti, Moorea, Huahine, Bora-Bora, îles Marquises) ou sur les restes karstiques de Sumatra suivent également ce modèle. Lorsque le niveau homéostatique est atteint il annonce le vieillissement et la disparition de la structure. Il en est de même des forêts insulaires du Pacifique ou des Caraïbes qui subissent le passage des tornades atteignant fréquemment le stade cyclonique. A l'opposé, les forêts du Sud de l'Inde sont caractérisées par un faible taux de chablis (Pascal, comm. pers.), elle suivent le modèle persistant de la dynamique, c'est-à-dire un renouvellement progressif des parties anciennes. Les forêts basses de montagnes et des crêtes tropicales humides (forêt à Ericaceae des crêtes et de l'étage subalpin de Sumatra) utilisent un modèle exclusif de renouvellement lent et progressif. La chute de ces petits arbres tortueux est rare et lorsqu'elle intervient, l'augmentation de lumière ne déclenche pas le retour à une structure simple composée d'espèces héliophiles. Les espèces qui sont capables de se développer dans ces conditions, qu'il y ait une trouée ou non, sont toutes des espèces ultimes de la succession forestière. Ces forêts se renouvellent progressivement et le cycle sylvigénétique est absent de leur fonctionnement.

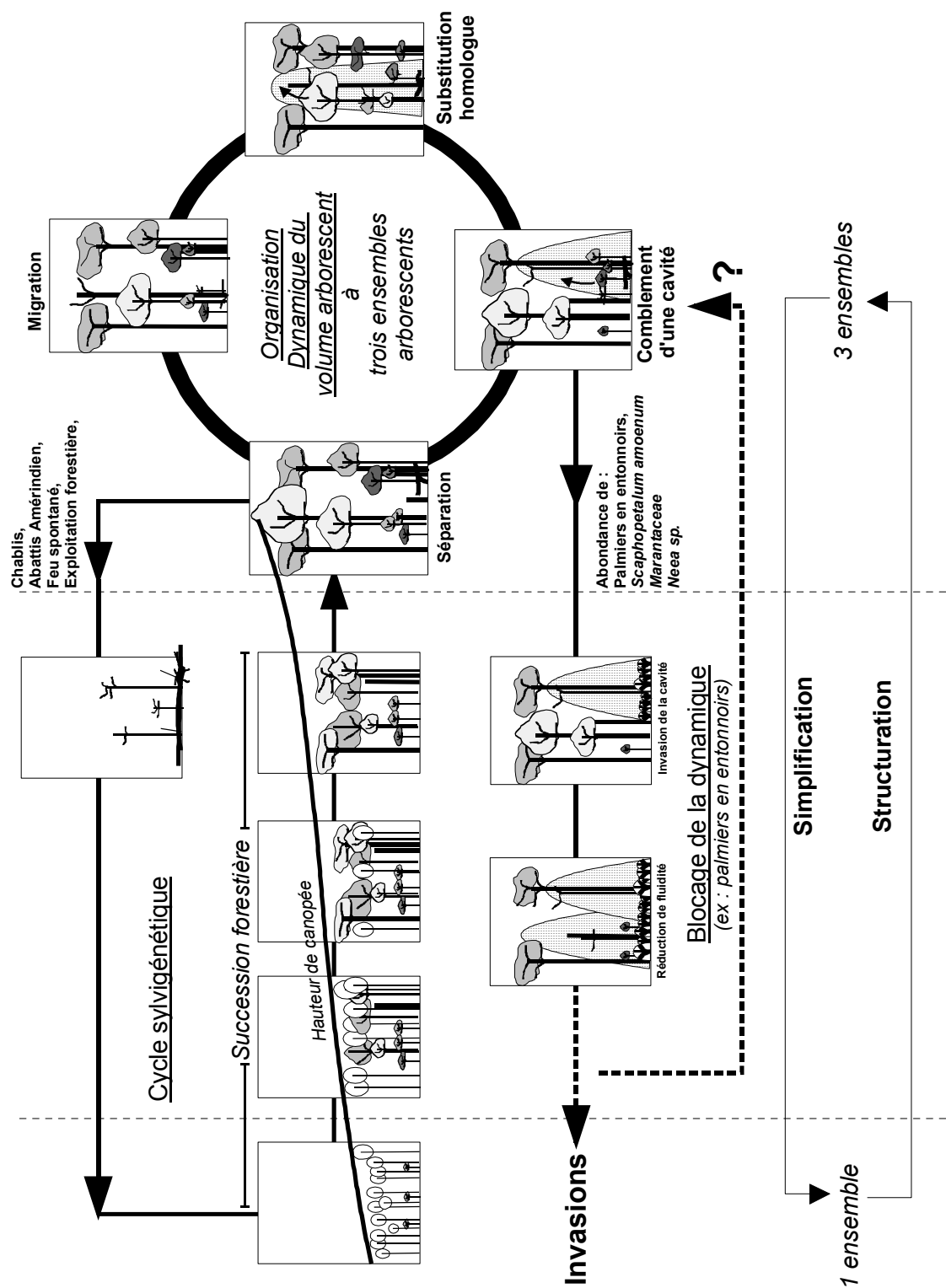


Figure 88 : L'organisation dynamique du volume arborescent et les contraintes à son fonctionnement perpétuel.

#### **D. Perspectives méthodologiques**

- L'analyse en trois dimensions s'avère être une méthode très efficace pour caractériser la structure et l'organisation forestière. L'étude des volumes par la construction tridimensionnelle des arbres et leur intégration dans un profil offrent des perspectives intéressantes pour connaître le potentiel de chaque espèce. La méthode repose sur une technique largement utilisée par les écologues. Les données nécessaires pour la construction des arbres sont identiques à celles utilisées dans le cadre des profils forestiers (Davis et Richards, 1933) de sorte que la construction tridimensionnelle peut être employée sur les profils déjà existants. En intégrant les nombreux profils effectués en Guyane française, il devient envisageable de construire une base de donnée sur le potentiel volumétrique de chaque espèce et définir leur écotope selon les conditions écologiques du lieu. Une telle construction est facilement envisageable puisque les algorithmes et la base de données des informations volumétriques sont d'ores et déjà inclus dans un logiciel "Profil3D" fonctionnant sous AutoCad.
- La hauteur de la canopée se révèle être un indicateur très puissant du niveau de l'organisation forestière. Lorsqu'elle est haute, elle indique une structure en phase de réalisation de l'état homéostatique le plus complexe. La hauteur moyenne permet de repérer les secteurs en phase de construction de ceux en phase d'organisation. Torquebiau (1986) montre que les zones de canopée haute (> à la mi-hauteur du plus grand arbre) sont majoritaires en superficie planaire. Sur la parcelle de St. Elie, la hauteur moyenne de la canopée (30,27 m) est proche de la mi-hauteur du plus grand arbre (53,3 m), elle est relative à la fréquence des hauteurs de canopée. Les unités de canopée (UCH et UCB) divisent déjà la forêt en unités que l'on peut rapprocher des unités sylvigénétiques, elles représentent 52 et 47% de la superficie planaire auxquels il faut rajouter environ 1% de chablis. Le choix de la mi-hauteur ou de la hauteur moyenne pour distinguer les unités sylvigénétiques dépend de l'échelle de l'analyse, individuelle dans le premier cas et globale dans le second. L'utilisation de la hauteur moyenne se justifie par l'interprétation quantitative de la surface de la canopée et par l'apparition de la superposition des ensembles arborescents. Cette limite distingue deux ensembles, le premier, non stratifié, est caractérisé par une imbrication des arbres, le second par la migration et le regroupement des couronnes au niveau des hauteurs de références.
- Les outils permettant de mesurer la hauteur de la canopée ou plus simplement la hauteur des arbres font défaut. Par ailleurs, on peut s'interroger sur la fiabilité de l'allométrie taille/diamètre pour laquelle la précision des mesures de hauteur est souvent très inférieure à celle appliquée aux mesures de diamètre. Dans l'échantillon des 523 arbres de la parcelle 5B-10B, la relation entre la taille et le diamètre suit évidemment une tendance linéaire (Figure 89) mais il serait audacieux d'utiliser cette tendance comme une corrélation exacte. En effet, en utilisant cette corrélation linéaire comme reflétant la position verticale de l'individu, on regrouperait dans la même catégorie des arbres de DBH= 2 cm, un *Eschweilera coriacea* de 2,5 m, un *Licania hypoleuca* de 3,1 m, un

*Eschweilera micrantha* de 5,8 m ou un *Licania alba* de 7,3m. Pour 3 cm de DBH, on regrouperait des individus mesurant de 1,6 m (*Licania alba*) jusqu'à un *Eschweilera pedicellata* de 10,8 m... La hauteur est surtout dépendante de l'encombrement de l'espace au-dessus de la couronne de l'arbre. S'il se trouve dans une cavité, il bénéficie d'une fluidité maximale et progresse sans contrainte dans la structure forestière, l'allométrie se déséquilibre au profit de la hauteur (ex : *Eperua falcata*, DBH= 2 cm, H= 8,2 m). Si l'encombrement est maximal, la progression en hauteur est bloquée, l'allométrie se déséquilibre dans l'autre sens (ex : *E. falcata*, DBH=5 cm, H= 4,2 m). Le diamètre du tronc serait plutôt relié à la surface planaire occupée par la couronne d'un arbre en liaison avec les limites imposées par la conduction de la sève à travers un tronc de diamètre restreint (cf. §. IV.A.1, "pipe theory", Shinozaki et al., 1964a, 1964b)

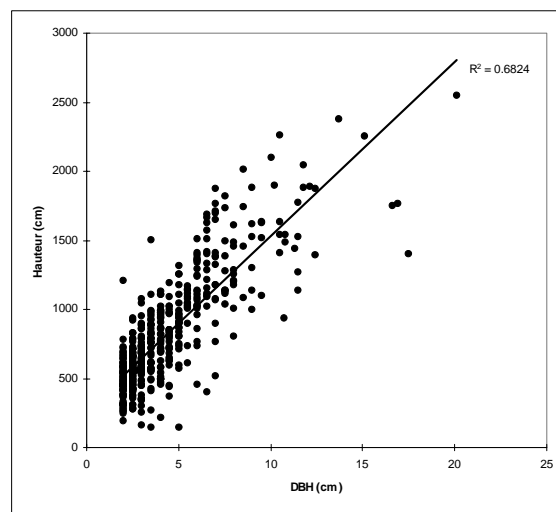


Figure 89 : Relation taille diamètre dans l'échantillon des 523 arbres

Le télémètre se révèle un outil très efficace pour la mesure des hauteurs en général. Certes le fonctionnement et l'assemblage sont artisanaux mais il constitue un premier pas vers une technique simple adaptée aux conditions parfois difficiles des mesures en forêt et son utilisation devrait se généraliser à tous les inventaires forestiers.

- Détecter les variations de la hauteur de la canopée à partir de l'analyse d'une photographie aérienne constitue un autre enjeu important pour permettre une surveillance de l'état d'intégrité des forêts sur des grandes superficies. L'analyse des écart types permet de détecter les types forestiers tandis qu'en forêt primaire, les variations de hauteur permettent de repérer les unités de canopée c'est-à-dire les phases de construction ou d'organisation du volume arborescent. Ce type de méthode répond à une demande aujourd'hui de plus en plus pressante d'expertise rapide de la forêt sur des très grandes superficies pour permettre la gestion à long terme des ressources forestières (Counami, 10000 ha), l'évaluation instantanée des conséquences d'un barrage (Petit Saut, 30000 ha), le choix du meilleur tracé d'une route forestière (route Régina - St. Georges, RN2), la localisation du site de forage pétrolier le moins perturbant (projet "mosaïque", Conoco Inc., Birnbaum et Borne, 1991). On ne peut pas rechercher sur ces surfaces et dans un

temps limité, les secteurs de plus forte diversité floristique à partir d'un inventaire exhaustif de la végétation. De plus, un tel inventaire est difficile à interpréter en terme d'organisation forestière et il faut nécessairement ajouter des informations contextuelles sur la sylvigénèse pour acquérir une information sur l'intégrité du massif forestier. Les difficultés de collecte et de détermination taxinomique font qu'il est inconcevable d'appliquer ces méthodes d'inventaires sur de grandes superficies. Par ailleurs, malgré la quantité d'échantillons de l'herbier de Cayenne (> 100000), l'extraction cartographique des récoltes sur la Guyane aboutit à délimiter les zones les plus riches comme les secteurs les mieux prospectés par les botanistes (de Granville et *al.*, 1996). Ce biais s'accompagne du manque de récolte dans certains groupes et/ou types biologiques, de la subjectivité des récolteurs qui entraîne une déficience des espèces dites communes, d'un manque de révision systématique... Chacun de ces facteurs apporte sa part d'imprécision et une liste d'échantillon sur une région telle que le bassin du Sinnamary (600000 ha) ne donne qu'une proportion des espèces présentes en Guyane française. Cet indice caractérise plus le manque de récolte que la richesse floristique du milieu (Birnbaum, 1996). Ces difficultés font qu'il est difficile de définir une classification systématique sur des grandes superficies. L'analyse de la répartition des unités de canopée comme un indice structural donne une expertise globale de l'intégrité forestière. Associé à d'autres indices du même type, c'est-à-dire qui aboutissent à une spatialisation pour une même part d'imprécision, ces expertises permettront de mieux répondre aux besoins actuels de connaissance sur la forêt. Parmi ces indices, notons la présence des lianes qui peut être corrélée à la richesse floristique (Bordenave, 1996), le mode de dispersion des plantes de sous-bois qui peut expliquer l'endémisme d'une région (Blanc, 1996), la présence de certains animaux indicateurs d'une diversité trophique (Charles-Dominique, comm. pers.) et par conséquent d'une certaine richesse floristique, la densité d'épiphytes (Henry, en cours)... A mon sens, les inventaires exhaustifs effectués sur des surfaces restreintes (10-50 ha pour les arbres et les lianes ; 1-5 ha pour les jeunes arbres et les arbustes, < 1 ha pour les épiphytes et les plantes du sous-bois...) doivent être utilisés pour étalonner les outils qui permettront l'expertise à grande échelle en testant les corrélations qui lient les facteurs structuraux et floristiques. Il est nécessaire de poursuivre les inventaires botaniques, il est indispensable de développer la technologie du traitement d'image numérique mais il manque l'information intermédiaire, celle qui permet de conjuguer les connaissances de terrain (floristiques, zoologiques, pédologiques, écologiques) à l'observation aéroportée et satellitaire. Pour cela, l'écologie doit s'engager dans un nouveau type de collection, celle des indices d'intégrité, et accepter de commettre des imprécisions si elles s'intègrent dans une globalisation de la connaissance. Ce changement d'échelle qui associe l'imprécision à la globalisation rejoint la même organisation fractale que les courbes des côtes maritimes de Von Koch (Mandelbrot, 1989) : on perd la précision en globalisant l'information ou on perd la globalisation en augmentant la précision.

# Bibliographie



## **Bibliographie**

**ADDICOTT, F.T.**, 1978. - Abscission strategies in the behavior of tropical trees. In Tomlinson, P. B. & M. H. Zimmermann (Eds.) : Tropical Trees as Living Systems. The proceedings of the 4 th cabot symposium, Petershaw (USA). Cambridge Univ. Press. 381-398.

**ALEXANDRE, D.Y.**, 1982. - Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*, **37**: 579-588.

**ALEXANDRE, D.Y.**, 1984. - Strata in tropical rain forest at Taï (Ivory Coast). In Chadwick, A. C. & S. L. Sutton (Eds.) : Tropical rain forest. The Leeds Symposium. Leeds (UK). Special Publication of the Leeds Philosophical and Literary Society Ltd. **Vol. II** :15-24.

**ARNONE, J.A. & C. KORNER**, 1993. - Influence of elevated CO<sub>2</sub> on canopy development and red - far-red ratios in 2-storied stands of *Ricinus communis*. *Oecologia*, **94**: 510-515.

**ASSMANN, S.M.**, 1992. - Effects of light quantity and quality during development on the morphology and stomatal physiology of *Commelina communis*. *Oecologia*, **92**: 188-195.

**AUBREVILLE, A.**, 1938. - La forêt coloniale : les forêts d'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.*, **9**: 1-245.

**BARILE, E.R. & J.B. SANGALANG**, 1990. - Variation in sunlight reduction under the canopy of different coconut cultivars and hybrid. *Philippine Agric.*, **73**: 287-295.

**BARTHELEMY, D.**, 1988. - Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de la floraison automatique. Thèse 3 ème cycle Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France).

**BARTHES, B.**, 1991. - Influence des caractéristiques pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpinaceae) en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **46**: 303-320.

**BASNET, K.**, 1992. - Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica*, **24**: 31-42.

**BEARD, J.S.**, 1946. - The Mora forests of Trinidad, British west indies. *J. Ecol.*, **33**: 173-192.

**BEGON, M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND**, 1986. - Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Scient. Public., 876 p.

**BELL, A.D., A. BELL & T.D. DINES**, 1992. - Bud structure and branch morphology at the canopy surface of a tropical rainforest. In Hallé, F. & O. Pascal (Eds.) : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. II*. Fondation ELF: 149-154.

**BELL, D.T.**, 1993. - The effect of light quality on the germination of 8 species from sandy habitats in western Australia. *Aust J Bot*, **41**: 321-326.

**BENOIST, R.**, 1924. - La végétation de la Guyane française. *Bull. Soc. Bot. de France*, **71**: 1169-1177.

**BIRNBAUM, P.**, 1989. - *Miconia calvenscens* DC., une Melastomataceae perturbatrice de l'écosystème tahitien. Rapport préliminaire et perspectives scientifiques d'un contrôle biologique. Multigrade. ORSTOM, Tahiti (Polynésie Française). 26 p.

**BIRNBAUM, P.**, 1991. - Comment une plante introduite se transforme-t-elle en une plante envahissante ? - Le cas de *Miconia calvenscens* à Tahiti (Polynésie Française). D.E.A. Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France). 64 p.

**BIRNBAUM, P.**, 1993. - Les invasions. Carte et notice. In Atlas de Polynésie française. ORSTOM, Paris (France): Planches 54-55.

**BIRNBAUM, P.**, 1995. - Histoire de l'invasion d'une plante introduite, *Miconia calvenscens*, dans une île polynésienne, Tahiti. *J. Agric. Trad. et de Bota. Appl.*, **26**: 283-295.

**BIRNBAUM, P.**, 1996. - Nouveaux milieux, évolution floristique et structurale du massif forestier de Petit Saut dans le cadre de la mise en eau du barrage. Rapport Final de convention. EDF/ORSTOM, Cayenne (Guyane française). 67 p.

**BIRNBAUM, P.**, Sous presse. - The exclusion volume of funnel shaped palms and its influence on forest structure in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*

**BIRNBAUM, P. & F. BORNE**, 1991. - Projet "mosaïque" : Analyse de l'architecture forestière tropicale par l'interprétation des images satellitaires. Programme de Recherche. Inst. bota. Montpellier / CONOCO Inc. 16 p.

**BLACKMAN, G.E. & G.L. WILSON**, 1951. - Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VI. The constancy for different species of a logarithmic relationship between net assimilation rate and light intensity and its ecological significance. *Ann. Bot.*, **15**: 63-94.

**BLANC, P.**, 1989. - Biologie des plantes de sous-bois tropicaux. Thèse Etat Univ. P et M. Curie. Paris (France). 395 p.

**BLANC, P.**, 1990. - Bioclimatologie comparée de la canopée et du sous-bois. In Hallé, F. & P. Blanc (Eds.) : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. I*. Xylochimie: 42-43.

**BLANC, P.**, 1992. - Comment poussent les couronnes d'arbres dans la canopée ? In Hallé, F. & O. Pascal (Eds.) : Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. **II**. Fondation ELF: 155-172.

**BLANC, P.**, 1996. - Disjonctions et singularités dans le flores hygrophiles de sous-bois en Afrique. In Guillaumet, J.-L., M. Belin & H. Puig (Eds.) : Phytogéographie tropicale. Réalités et perspectives. Colloque de Phytogéographie tropicale, réalités et perspectives, Paris (France). ORSTOM.

**BLANC, P. & F. HALLE**, 1990. - Timidité et multiplication végétative d'un arbre guyanais : *Taralea oppositifolia* Aublet (Légumineuse, Papilionaceae). In Hallé, F. & P. Blanc (Eds.) : Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. **I**. Xylochimie: 125-132.

**BONHOMME, R. & C. VARLET-GRANGER**, 1977. - Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant. *Ann. agro.*, **28**: 567-582.

**BONNIS, G.**, 1980. - Etude des chablis en forêt dense humide sempervirente de Taï (Côte d'Ivoire). Multigrade. ORSTOM, Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). 29 p.

**BORDENAVE, B.**, 1996. - Mesures de la diversité spécifique des plantes vasculaires en forêt sempervirente de Guyane. Thèse Mus. natl. Hist. nat., Paris (France). 145 p.

**BOSE, K.J.C.**, 1971. - Thermodynamic study of plant growth in nature. I. Application of law of mass action to biokinetics of plant growth. *Indian Forester*, **97**: 363-367.

**BOULET, R., J.M. BRUGIERE & F.X. HUMBEL**, 1979. - Relation entre organisation du sol et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale : conséquence agronomique d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Sci. Sol*, **1**: 3-18.

**BRAAM, J. & R.W. DAVIS**, 1990. - Rain, wind, and touch induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes in Arabidopsis. *Cell.*, **60**: 357-364.

**BROKAW, N.V.L.**, 1982. - The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, **14**: 158-160.

**BROKAW, N.V.L.**, 1985. - Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, **66**: 682-687.

**BROWN, S. & A.E. LUGO**, 1990. - Tropical secondary forests. *J. Trop. Ecol.*, **6**: 1-32.

**BROWN, W.H.**, 1919. - Vegetation of Philipines mountains. Bur. of Science, Manille.

**BRUENIG, E.F. & Y.-W. HUANG**, 1989. - Patterns of tree species diversity and canopy structure and dynamics in humid tropical evergreen forest on Borneo and in China. In Holm-Nielsen, L. B., I. C. Nielsen & H. Balslev (Eds.) : Tropical forests. botanical dynamics, speciation and diversity. Academic Press: 75-88.

**CACHAN, P. & J. DUVAL**, 1963. - Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Dakar*, **8**: 5-87.

**CASTELLANOS, V.A.E., R. DURAN, S. GUZMAN, O. BRIONES & M. FERIA**, 1992. - Three-dimensional space utilization of lianas: a methodology *Biotropica*, **24**: 396-401.

**CASTRO DOS SANTOS de, A.**, 1981. - L'appareil végétatif des monocotylédones: un essai de synthèse. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France). 250 p.

**CHARLES-DOMINIQUE, P., M. ATRAMENTOWICZ, M. CHARLES-DOMINIQUE, H. GERARD, A. HLADIK, C.M. HLADIK & M.-F. PREVOST**, 1981. - Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **35**: 341-435.

**CHARTIER**, 1966. - Etude du microclimat dans la végétation. *Ann. agro.*, **17**: 571-602.

**CHAZDON, R.L.**, 1985. - Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *Am. J. Bot.*, **72**: 1493-1502.

**CHAZDON, R.L.**, 1986a. - Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *J. Ecol.*, **74**: 995-1012.

**CHAZDON, R.L.**, 1986b. - The costs of leaf support in understorey palms economy versus safety. *Am. Nat.*, **127**: 9-30.

**CHAZDON, R.L. & N. FETCHER**, 1984. - Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *J. Ecol.*, **72**: 553-564.

**CHAZDON, R.L., R.W. PEARCY, D.W. LEE & N. FETCHER**, 1996. - Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In Mulkey, S., R. L. Chazdon & A. P. Smith (Eds.) : Tropical plant ecophysiology. Chapman and Hall: 5-55.

**CHAZDON, R.L., K. WILLIAMS & C.B. FIELD**, 1988. - Interactions between crown structure and light environment in five rain forest piper species. *Am. J. Bot.*, **75**: 1459-1471.

**CHOUBERT, B.**, 1957. - Essai sur la morphologie de la Guyane. Mémoire Carte géol. France. Dep. Guyane/Minis. Indus.Comm., Paris. 48 p.

**CLEMENTS, F.E.**, 1905. - Research methods in ecology. Lincoln, Nebraska.

**CONNAUGHAY Mc., K.D.M. & F.A. BAZZAZ**, 1992. - The occupation and fragmentation of space : consequences of neighbouring shoots. *Functional Ecology*, **6**: 711-718.

**CORNER, E.J.H.**, 1966. - The natural history of palms. Weidenfeld and Nicolson, London, U.K. 393 p.

**COUDURIER, T.**, 1991. - L'ascension et l'installation dans la canopée d'une liane ligneuse forestière. In Edelin, C. (Ed.) : L'arbre. Biologie et développement. Montpellier. Naturalia Monspeliensia. **hs** :590-591.

**COWAN, I.R.**, 1968. - The interception and absorption of radiation in plant stands. *J. appl. eco.*, **5**: 367-379.

**DAVIS, T.A.W. & P.W. RICHARDS**, 1933. - The vegetation of the Moraballi creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I. *J. Ecol.*, **21**: 350-384.

**DAWKINS, H.C.**, 1963. - Crown diameters: Their relation to bole diameter in tropical forest trees. *Commonw. For. Rev.*, **42**: 319-333.

**DENSLOW, J.S.**, 1987. - Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **18**: 431-451.

**DENSLOW, J.S., E. NEWELL & A.M. ELLISON**, 1991. - The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. *Biotropica*, **23**: 225-234.

**DOLEY, D., G.L. UNWIN & D.J. YATES**, 1988. - Spatial and temporal distribution of photosynthesis and transpiration by single leaves in a rainforest tree, *Argyrodendron peralatum*. *Australian Journal of Plant Physiology*, **15**: 317-326.

**DU RIETZ, G.E.**, 1931. - Life-forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeogr. Suec.*, **3**: 95.

**DUIVENVOORDEN, J.F.**, 1996. - Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica*, **28**: 142-158.

**DURRIEU DE MADRON, L.**, 1993. - Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou - Guyane française. Thèse ENGREF Nancy (France). 204 p.

**ENDLER, J.A.**, 1993. - The color of light in forests and its implications *Ecol. monographs.*, **63**: 1.

**EVANS, G.C.**, 1956. - An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands with particular reference to sunflecks. *J. Ecol.*, **44**: 391-428.

**FETCHER, N., S.F. OBERBAUER & B.R. STRAIN**, 1985. - Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *Int. J. Biometr.*, **29**: 145-155.

**FISHER, J.B. & H. HONDA**, 1979. - Branch geometry and effective leaf area: A study of terminalia-branching pattern. 2. Survey of real trees. *Am. J. Bot.*, **66**: 645-655.

**FLORENCE, J.**, 1981. - Chablis et sylvigénèse dans une forêt humide sempervirente du Gabon. Thèse 3 ème cycle Univ. L. Pasteur, Strasbourg (France). 261 p.

**FORESTA de, H.**, 1981. - Premiers temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. Thèse de 3 ème cycle Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France). 114 p.

**FORESTA de, H., P. CHARLES-DOMINIQUE, C. ERARD & M.F. PREVOST**, 1984. - Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt Guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **39**: 369-400.

**FORESTA de, H. & M.-F. PREVOST**, 1986. - Végétation pionnière et graines du sol en forêt guyanaise. *Biotropica*, **18**: 279-286.

**GAMS, H.**, 1918. - Prinzipienfragen devr Vegetationsforschung. Ein beitrag zur begriffsklärung und methodik der biocoenologie. *Vierteljahresschr. Nat. Forsch. Ges. ZÜR.*, **63**: 293-493.

**GAUBERT, H.**, 1991. - Les invasions biologiques en milieu insulaire: Le cas de *Miconia calvescens*, à Tahiti. Rapport de stage. ORSTOM, Papeete (Polynésie française). 74 p.

**GAUTIER, C.**, 1986. - Essai sur la timidité des cimes. D.E.A. Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France).

**GONZALEZ, S.**, 1996. - Relations entre les cortèges floristiques et les milieux occupés chez les plantes de sous-bois de Guyane. D.E.A. Univ. P. et M. Curie, Paris (France).

**GRANVILLE de, J.-J.**, 1978. - Recherches sur la flore et la végétation Guyanaise. Thèse Etat Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France). 272 p.

**GRANVILLE de, J.-J.**, 1994. - Les formations végétales primaires de la zone intérieure de Guyane. In Forêt guyanaise. Gestion de l'écosystème forestier et aménagement de l'espace régional. Actes du II ème Congrès Régional de l'Environnement, Cayenne. Nature guyanaise, Sepanguy/CCEE. 21-40.

**GRANVILLE de, J.-J., G. CREMERS & M. HOFF**, 1996. - L'endémisme en Guyane française. In Guillaumet, J.-L., M. Belin & H. Puig (Eds.) : Phytogéographie tropicale. Réalités et perspectives. Colloque de Phytogéographie tropicale, réalités et perspectives, Paris (France). ORSTOM. 101-113.

**GUILLAUME, J.**, 1992. - Cartographie du sol sous forêt naturelle en Guyane Française. Mémoire de fin d'études E.N.S.A., Rennes (France). 47 p.

**GUILLAUMET, J.-L. & F. KAHN**, 1979. - Description des végétations forestières tropicales, approche morphologique et structurale. *Candollea*, **34**: 109-131.

**GUILLAUMET, J.-L. & F. KAHN**, 1982. - Structure et dynamisme de la forêt *Supl. Acta Amazonica*, **12**: 61-77.

**HAEUSSLER, S. & J.C. TAPPEINER**, 1993. - Effect of the light environment on seed germination of red alder (*Alnus rubra*) *Can. J. For. Res*, **23**: 1487-1491.

**HALLE, F.**, 1978. - Architectural variation at the specific level in tropical trees. In Tomlinson, P. B. & M. H. Zimmermann (Eds.) : Tropical Trees as Living Systems. The proceedings of the 4 th cabot symposium, Petershaw. Cambridge Univ. Press. 209-221.

**HALLE, F.**, 1979. - Premières données architecturales sur les Dipterocarpaceae. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., ser. B., Bot.*, **26**: 20-36.

**HALLE, F.**, 1986. - Modular growth in seed plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B 313**: 77-87.

**HALLE, F. & F.S.P. NG**, 1981. - Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malays. For.*, **44**: 222-233.

**HALLE, F. & R.A.A. OLDEMAN**, 1970. - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monogr. Bot. et Biol. Vég. Masson, Paris. **6**, 178 p.

**HALLE, F., R.A.A. OLDEMAN & P.B. TOMLINSON**, 1978. - Tropical trees and forest, an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin. 440 p.

**HELLER, R.**, 1969. - Biologie végétale. II. Nutrition et métabolisme. Précis de sciences biologiques. Masson et Cie, Paris. 578 p.

**HLADIK, A.**, 1982. - Dynamique d'un forêt équatoriale africaine : mesure en temps réel et comparaison des potentiels de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica*, **3**: 373-392.

**HOAD, S.P. & R.R.B. LEAKEY**, 1994. - Effects of light quality on gas exchange and dry matter partitioning in *Eucalyptus grandis* W Hill ex Maiden *Forest Ecol. Manage.*, **70**: 265-273.

**HOFFMAN, W.A., S.E. LINDBERG & R.R. TURNER**, 1980. - Some observations of organic constituents in rain above and below a forest canopy *Enviro. Sci. Technol.*, **14**: 999-1002.

- HOGAN, K.P.**, 1986. - Plant architecture and population ecology in the Palms *Socratea durissima* and *Scheelea zonensis* on Barro Colorado Island, Panama. *Principes*, **30**: 105-107.
- HOLBROOK, N.M. & F.E. PUTZ**, 1989. - Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *Am. J. Bot.*, **76**: 1740-1749.
- HOLBROOK, N.M., F.E. PUTZ & P. CHAI**, 1985. - Above-ground branching of the stilt-rooted palm, *Eugeissona minor*. *Principes*, **29**: 142-146.
- HOLDRIDGE, L.R.**, 1970. - A system for representing structure in tropical forest associations. In Odum, H. T. & R. F. Pigeon (Eds.) : A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Division of technical informations, U.S. Atomic Energy Commission: B147-B150.
- HOLMES, M.G.**, 1983. - Perception of shade. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B 303**: 503-521.
- HONDA, H.**, 1971. - Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body: effects of the branching angle and the branch length on the shape of the tree-like body. *J. theor. Biol.*, **31**: 331-338.
- HONDA, H. & J.B. FISHER**, 1978. - Tree branch angle: Maximizing effective leaf area. *Science*, **199**: 888-890.
- HUMBOLDT, A.V.**, 1808. - Ideen zu einer Physiognomist der Gewächse. Tübingen.
- IWASA, Y., D. COHEN & J.A. LEON**, 1984. - Tree height and crown shape, as result of competitive games. *J. theor. Biol.*, **112**: 279-297.
- JACOBS, M.R.**, 1955. - Growth habits of the eucalyptus. Forestry and timber Bureau, Canberra.
- JENIK, J.**, 1969. - The life-form of *Scaphopetalum amoenum* A. Chev. *Preslia*, **41**: 109-112.
- JOHNSON, M.H.**, 1992. - Soil-Vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luqillo mountains of Puerto Rico. *J. Trop. Ecol.*, **8**: 253-263.
- KAHN, F.**, 1983. - Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère. Thèse de 3 ème cycle Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France). 426 p.
- KAHN, F.**, 1986. - Life forms of amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica*, **18**: 214-218.



- KAHN, F.**, 1987. - The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia*, **43**: 251-259.
- KAHN, F. & A. CASTRO de**, 1985. - The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, **17**: 210-216.
- KAHN, F. & J.-J. GRANVILLE de**, 1992. - Palms in forest ecosystems of Amazonia. Billings, W. D., F. Golley, O. L. Lange, J. S. Olson & H. Remmert (Eds.). Springer Verlag, Ecological studies., Berlin. **95**, 226 p.
- KAPLAN, D.R.**, 1983. - Le développement des feuilles de palmier *Pour la science*, 90-98.
- KERNER, A.**, 1863. - Das Pflanzenleben der Donauländer. Verlag der Wagner'schen. Universitäts-Buchhandlung, 350 p.
- KITAJIMA, K.**, 1994. - Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, **98**: 419-428.
- KOCH, G.W., M.L. GOULDEN, J.S. AMTHOR & J.-L. SALAGER**, 1992. - Regulation of leaf gas exchange in a tropical rainforest canopy. In Hallé, F. & O. Pascal (Eds.) : Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. **II**. Fondation ELF: 231-245.
- KUULUVAINEN, T. & T. PUKKALA**, 1987. - Effect of crown shape and tree distribution on the spatial distribution of shade. *Agric. For. Meteorol.*, **40**: 215-231.
- KUULUVAINEN, T. & T. PUKKALA**, 1989. - Simulation of within-tree and between-tree shading of direct radiation in a forest canopy. *Ecol. modelling*, **49**: 89-100.
- KUULUVAINEN, T. & T. PUKKALA**, 1991. - Interaction between canopy architecture and photosynthetically active direct radiation at different latitudes : simulation experiments and their ecological implications. In Edelin, C. (Ed.) : L'arbre. Biologie et développement. Montpellier. Naturalia Monspeliensia. **hs** :277-291.
- KWESIGA, F.R. & J. GRACE**, 1986. - The role of the red/far red ratio in the response of tropical trees seedlings to shade. *Ann. Bot.*, **57**: 283-290.
- LAROUSSE**, 1994. - Le petit Larousse illustré Paris. 1868 p.
- LAUMONIER, Y.**, 1991. - Végétation de Sumatra: écologie, flore, phytogéographie. Thèse Etat Univ. P. Sabatier, Toulouse (France). 350 p.
- LAUMONIER, Y., V. TRICHON, J.-P. GASTELLU-ETCHEGORRY & P. BIRNBAUM**, 1992. - Hétérogénéité géométrique et radiométrique de la canopée: essai de cartographie. In Hallé, F. & O. Pascal (Eds.) : Biologie d'une canopée de forêt équatoriale. **II**. Fondation ELF: 271-288.

- LE GOUALLEC, J.-L.**, 1989. - Effets de forts éclaircissements sur la photosynthèse de *Elastostema repens* (Urticaceae). Thèse 3 ème cycle Univ. P. et M. Curie, Paris (France).
- LEE, D.W.**, 1986. - Unusual strategies of light absorption in rain-forest herbs. In Givnish, T. J. (Ed.) : On the economy of plant form and function. 105-131.
- LEE, D.W.**, 1987. - The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforests. *Biotropica*, **19**: 161-166.
- LEE, D.W.**, 1989. - Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *J. trop. Ecol.*, **5**: 65-79.
- LEIGH, E.G.**, 1975. - Structure and climate in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**: 67-86.
- LESCURE, J.-P. & R. BOULET**, 1985. - Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, **17**: 155-164.
- LIMIER, F.**, 1989. - Le profil: une approche graphique et quantifiée de l'architecture et de l'écologie en forêts et agroforêts tropicales. D.E.A. Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France). 61 p.
- MAGNUSSON, W.E., A.P. LIMA & O. LIMA**, 1996. - Group lightning mortality of trees in a neotropical forest. *J. Trop. Ecol.*, **12**: 899-903.
- MANDELBROT, B.**, 1989. - Les objets fractals. Flammarion, Paris (France). 268 p.
- MANGENOT, G.**, 1955. - Etudes sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes*, **IV**: 5-61.
- MARQUES FILHO, A.O.**, 1992. - Modèles des transferts radiatifs à l'intérieur des couverts végétaux : les solutions analytiques. *Acta Amazonica*, **22**: 541-565.
- MASSIMBA, J.-P.**, 1987. - Etude descriptive d'une forêt à Marantaceae - Zingiberaceae dans le Mayombe congolais. D.E.A. Univ. P. et M. Curie, Paris (France). 43 p.
- MILDBRAED, J.**, 1922. - Wissenschaftliche Ergebnisse der zweiten deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910-1911 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzog zu Mecklenburg. Leipzig Chadwick, A. C. (Ed.)
- MORGAN, D.C., D.A. ROOK, I.J. WARRINGTON & H.L. TURNBULL**, 1983. - Growth and development of *Pinus radiata* D. Don: the effect of light quality *Plant, Cell and Environment*, **6**: 691-701.
- MULLON, C.**, 1995. - Sur la modélisation de systèmes complexes à différentes échelles d'espace et de temps. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **50**: 251-259.

- NEWMAN, I.V.**, 1954. - Locating strata in tropical rain forests. *J. Ecol.*, **42**: 218-219.
- NORMAN, J.M. & G.S. CAMPBELL**, 1989. - Canopy structure. In Pearcy, R. W., J. R. Ehleringer, H. A. Mooney & P. W. Rundel (Eds.) : Plant physiological ecology: field methods and instrumentation. Chapman & Hall: 301-325.
- NORMAN, J.M. & P.G. JARVIS**, 1974. - Photosynthesis in Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). III. Measurements of canopy structure and interception of radiation. *J. appl. Ecol.*, **2**: 375-398.
- NOVOPLANSKY, A., D. COHEN & T. SACHS**, 1990. - How *Portulaca* seedlings avoid their neighbours. *Oecologia*, **82**: 490-493.
- OFFERMANS, D.M.J.**, 1986a. - Crown shyness in large-scale aerial photographs of *Piptadeniastrum africanum* (Mimosaceae). Summary. Landbouwhogeschool, Wageningen (Netherlands). 51 p.
- OFFERMANS, D.M.J.**, 1986b. - Crown shyness: a parameter for ageing in *Piptadeniastrum africanum*. *Nether. J. Agri. Sci.*, **34**: 493-497.
- OLDEMAN, R.A.A.**, 1972. - L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia*, **12**: 253-265.
- OLDEMAN, R.A.A.**, 1974a. - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM, Paris (France). **73**, 204 p.
- OLDEMAN, R.A.A.**, 1974b. - Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **28**: 487-520.
- OLDEMAN, R.A.A.**, 1990. - Forests : Elements of silvology. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg. 624 p.
- PALMER, J.H.**, 1954. - Effect of shoot orientation on leaf and shoot development. *Nature*, **4410**: 85.
- PARKER, G.G.**, 1995. - Structure and microclimate of forest canopies. In Lowman, M. D. & N. M. Nadkarni (Eds.) : Forest canopies. Academic Press: 73-106.
- PARKER, G.G., A.P. SMITH & K.P. HOGAN**, 1992. - Acces to the upper forest canopy with a large tower crane. Sampling the threetops in three dimension. *Bioscience*, **42**: 664-670.
- PASCAL, J.-P.**, 1995. - Quelques exemples de problèmes posés à l'analyse et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **50**: 237-249.

**PEARCY, R.W.**, 1988. - Photosynthetic utilization of light-flecks. *Aust. J. Plant Physiol.*, **15**: 223-238.

**PELISSIER, R.**, 1995. - Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'un forêt dense humide sempervirente. (Forêt d'Uppangala - Ghât occidentaux de l'Inde). Thèse Université C. Bernard, Lyon (France). 236 p.

**PINERO, D., M. MARTINEZ-RAMOS, A. MENDOZA, E.R. ALVAREZ-BUYLLA & J. SARUKHAN**, 1986. - Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes*, **30**: 108-116.

**POORTER, L., S.F. OBERBAUER & D.B. CLARK**, 1995. - Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. *Am. J. Bot.*, **82**: 1257-1263.

**POPMA, J. & F. BONGERS**, 1988. - The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, **75**: 625-632.

**PREVOST, M.-F.**, 1983. - Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **38**: 121-145.

**PREVOST, M.F.**, 1989. - Bibliographie du Programme ECEREX (Piste de St Elie - Guyane Française) 1977-1989. Multigrade. ORSTOM Cayenne (Guyane française). 39 p.

**PREVOST, M.F. & D. SABATIER**, 1996. - Variations spatiales de la richesse et de la diversité du peuplement arboré en forêt guyanaise. In Guillaumet, J.-L., M. Belin & H. Puig (Eds.) : *Phytogéographie tropicale. Réalités et perspectives. Colloque de Phytogéographie tropicale, réalités et perspectives*, Paris (France). ORSTOM. 263-275.

**PROSPERI, J., C. EDELIN & G. MICHALOUD**, 1995. - Modalités d'occupation de l'espace aérien par les héli-épiphytes : le rôle de la réitération caulinaire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **50**: 167-187.

**PUIG, H.**, 1979. - Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toul.*, **119**: 338-345.

**PUTZ, F.E., G.G. PARKER & R.M. ARCHIBALD**, 1984. - Mechanical abrasion and intercrown spacing. *Am. Midland Nat.*, **112**: 24-28.

**RAICH, J.W.**, 1983. - Understorey palms as nutrient traps : a hypothesis. *Brenesia*, **21**: 119-129.

**RAUNKIAER, C.**, 1905. - Types biologiques pour la géographie botanique. *Overs. over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling*, **5**: 347-437.

**RAUNKIAER, C.**, 1934. - The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford University Press, London. 632 p.

**REBERTUS, A.J.**, 1988. - Crown shyness in a tropical cloud forest. *Biotropica*, **20**: 338-339.

**RICHARDS, P.W.**, 1952. - The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge Univ. Press, 450 p.

**RICHARDS, P.W.**, 1983. - The three-dimensional structure of tropical rain forest. In Tropical rain forest: Ecology and management. Spec. Publ. of the British Ecological Society. **2**. Blackwell Sci. Publ.: 3-10.

**RIERA, B.**, 1983. - Chablis et cicatrization en forêt guyanaise Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle Univ. P. Sabatier, Toulouse (France). 191 p.

**RIERA, B.**, 1995. - Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **50**: 209-222.

**ROBIN, C., M.J.M. HAY, P.C.D. NEWTON & D.H. GREER**, 1994. - Effect of Light Quality (Red:Far-Red Ratio) at the Apical Bud of the Main Stolon on Morphogenesis of *Trifolium repens* L. *Ann Bot*, **74**: 119-123.

**ROLLET, B.**, 1968. - Etude quantitative de profils structuraux de forêts denses vénézuéliennes. Comparaison avec d'autres profils de forêts denses tropicales de plaine. *Adansonia, sér. 2*, **8**: 523-549.

**ROLLET, B.**, 1969. - Etudes quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de plaine en Guyane vénézuélienne. *Trav. Lab. For. de Toulouse, Tome 1, art. 1*, **8**: 1-36.

**ROLLET, B.**, 1974. - L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. C.T.F.T., Nogent sur Marne. 288 p.

**ROSE, C.D. & M.J. DURAKO**, 1994. - Induced photomorphogenesis by an altered R:FR light ratio in axenic *Ruppia maritima* L. *Bot Mar*, **37**: 531-535.

**ROSS, M.A. & J.L. HARPER**, 1972. - Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol*, **60**: 77-88.

**RUNKLE, J.R.**, 1981. - Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, **62**: 1041-1051.

**SABATIER, D.**, 1983. - Fructification et dissémination en forêt guyanaise : l'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France). 338 p.

**SABATIER, D., M. GRIMALDI, M.-F. PREVOST, J. GUILLAUME, M. GODRON, M. DOSSO & P. CURMI**, sous presse. - The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan forest. *Plant Ecology*.

**SABATIER, D. & M.-F. PREVOST**, 1987. - Une forêt à cacaoyers sauvages sur le haut camopi, en Guyane française. Multigrade. ORSTOM, Cayenne (Guyane française). 21 p.

**SARRAILH, J.-M.**, 1984. - Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais. Opération ECEREX : résumé des premiers résultats. *Bois et forêts des Tropiques*, **206**: 13-32.

**SCHMITT, J. & R.D. WULFF**, 1993. - Light spectral quality phytochrome and plant competition. *Tree*, **8**: 46-51.

**SHINOZAKI, K., K. YODA, K. HOZUMI & T. KIRA**, 1964. - A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory. I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.*, **14**: 97-104.

**SHINOZAKI, K., K. YODA, K. HOZUMI & T. KIRA**, 1964. - A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jap. J. Ecol.*, **14**: 133-139.

**SIST, P.**, 1989a. - Stratégies de régénération de quelques palmiers en forêt guyanaise. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle Univ. P. et M. Curie, Paris (France). 297 p.

**SIST, P.**, 1989b. - Demography of *Astrocaryum sciophilum*, an understory palm of French Guiana. *Principes*, **33**: 142-151.

**SMITH, A.P., K.P. HOGAN & J.R. IDOL**, 1992. - Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical forest. *Biotropica*, **24**: 503-511.

**SMITH, H.**, 1982. - Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **33**: 481-518.

**SOLANGAARACHCHI, S.M. & J.L. HARPER**, 1989. - The growth and asymmetry of neighbouring plants of white clover (*Trifolium repens* L.). *Oecologia*, **78**: 208-213.

**TER STEEGE, H. & J.H.C. CORNELISSEN**, 1989. - Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica*, **21**: 331-339.

**TERBORGH, J.**, 1985. - The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *Am. Nat.*, **126**: 760-776.

**THOMPSON, D.A.W.**, 1917. - Growth and form. Cambridge Univ. Press, London. 793 p.

**TILMAN, D.**, 1982. - Ressource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

**TOMLINSON, P.B.**, 1962. - The leaf base in palms. Its morphology and mechanical biology *J. Arn. arboretum*, **43**: 23-46.

**TOMLINSON, P.B.**, 1973. - Establishment growth in woody Monocotyledons native to New Zealand. *New Zeal. J. Bot.*, **11**: 627.

**TOMLINSON, P.B.**, 1990. - The structural biology of palms. Oxford Univ. Press, New York (USA). 477 p.

**TORQUEBIAU, E.F.**, 1981. - Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle U.S.T.L., Montpellier II. 185 p.

**TORQUEBIAU, E.F.**, 1984. - Tropical rainforest regeneration patterns as recognized by laying down forest mosaic maps. In Forest Regeneration in South East Asia. Biotrop Symposium, Bogor (Indonesia). 1-14.

**TORQUEBIAU, E.F.**, 1986. - Mosaic patterns in Dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *J. trop. Ecol.*, **2**: 301-325.

**TORQUEBIAU, E.F.**, 1988. - Photosynthetically active radiation environment, patch dynamics and architecture in a tropical rain forest in Sumatra. *Aust. J. Plant Physiol.*, **15**: 327-342.

**TURNBULL, M.H.**, 1991. - The effect of light quantity and quality during development of the photosynthetic characteristics of six australian rainforest tree species. *Oecologia*, **87**: 110-117.

**TURNBULL, M.H. & D.J. YATES**, 1993. - Seasonal variation in the red/far-red ratio and photon flux density in an Australian sub-tropical rainforest *Agri. For. Meteor.*, **64**: 111-127.

**UHL, N.W. & J. DRANSFIELD**, 1987. - Genera Palmarum. A classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr. Bailey, L. H. (Ed.) Hortorium, , Cornell Univ. and Royal Botanic Gardens, Kew / Allen Press Inc., Lawrence, Kansas (USA). 610 p.

**VAN DER MEER, P.J.**, 1995. - Canopy dynamics of tropical rain forest in French Guiana. Thèse Landbouwniversiteit Wageningen (Netherlands). 149 p.

**VAN DER PIJL, L.**, 1953. - The shedding of leaves and branches of some tropical trees. *Indo. J. Nat. Sci.*, **109**: 11-25.

**VAN DER STEEGE, J.G.**, 1983. - Bladproductie en bladfytomassa van een Aantal palmsoorten wan het tropisch regenbos van Suriname. Celos, Rep. 138. Univ. Suriname.

**VAUGHAN, R.E. & P.O. WIEHE**, 1941. - Studies on the vegetation of Mauritius. III The structure and development of the upland climax forest. *J. Ecol.*, **29**: 127-160.

**WELLES, J.M.**, 1990. - Some indirect methods of estimating canopy structure. *Rem. Sens. Rev.*, **5**: 31-43.

**WELLES, J.M. & J.M. NORMAN**, 1991. - Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agro. J.*, **83**: 818-825.

**WHITMORE, T.C.**, 1975. - Tropical rain forest of the Far West Clarendon Press, Oxford. 352 p.

**WHITMORE, T.C.**, 1978. - Gaps in the forest canopy In Tomlinson, P. B. & M. H. Zimmermann (Eds.) : Tropical Trees as Living Systems. The proceedings of the 4 th cabot symposium, Petershaw. Cambridge Univ. Press. 639-655.

**WHITMORE, T.C. & Y.K. WONG**, 1959. - Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. *Malays. For.*, **22**: 50-62.

**WHITNEY, G.G.**, 1976. - The bifurcation ratio as an indicator of adaptative strategy in woody plant species. *Bull. Torrey Bota. Club*, **103**: 67-72.

**WONG, Y.K.**, 1959. - Autecology of the bertam palm - *Eugeissona triste* Griff. *Malays For.*, **22**: 301-313.

**YAPP, R.H., M.A. & F.L.S.**, 1909. - On stratification in the vegetation of a marsh and its relations to evaporation and temperature *Ann. Botany*, **23**: 275-320.

**YODA, K.**, 1978. - Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Malay. Nat.*, **30**: 161-177.

**YOUNG, T.P. & S.P. HUBBELL**, 1991. - Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology*, **72**: 1464-1471.



## **Annexe 1**

Protocole de la construction  
3D des arbres

## Protocole de construction en 3D des arbres à partir des données de terrain

Le profil représente l'enveloppe extérieure de la couronne. Chaque point qui le délimite correspond à la largeur maximale de l'enveloppe dans le plan de l'observation. La projection représente, dans un plan, la longueur maximale de l'enveloppe dans toutes les directions et quelque soit la hauteur. Ces relations sont à la base de la construction en 3D puisqu'elles permettent de synchroniser, dans un même plan, la projection et le profil de l'arbre. Le protocole de la construction est décrit à la fois dans les paragraphes suivants et sur la figure qui illustre graphiquement les étapes qui conduisent à la construction tridimensionnelle de chaque arbre. Les contours du profil et de la projection sont vectorialisés à l'aide d'une table à numériser.

### a) La remise à l'échelle et la synchronisation du profil et de la projection de couronne

Le profil dessiné de l'arbre dans l'orientation du dessin coïncide avec la projection de couronne en deux points M1 et M2. Ces deux points représentent, sur la projection de couronne, la largeur maximale de l'enveloppe quelque soit la hauteur dans le plan du profil.

La remise à l'échelle des courbes représente la première étape de la construction. L'échelle choisie est l'échelle 1, c'est-à-dire que les distances mesurées sur le logiciel correspondent exactement aux distances mesurées sur le terrain. Le contour de la projection de couronne est remis à l'échelle, dans toutes les directions, à partir des quatre mesures centrées autour de la position du tronc. La distance réelle entre M1 et M2, reportée sur le contour du profil, représente le facteur d'échelle selon l'axe X. La correction d'échelle selon l'axe Y est obtenue depuis les mesures de hauteur (hauteurs du bas et du sommet de la couronne). A ce stade, Le profil et la projection de couronne sont à l'échelle réelle et se synchronise dans le plan XZ par la droite commune M1M2.

### b) Construction 3D de l'arbre

La véritable construction débute à partir du moment où les deux contours sont synchronisés. L'objectif est de faire concorder la projection et le profil dans tous les plans de l'espace à partir de la seule information valide, c'est-à-dire la concordance selon la droite M1M2. La construction est obtenue dans le plan du profil, soit le plan XY. Dans ce plan, les coordonnées X et Y sont issues des informations du profil tandis que la coordonnée Z est recherchée dans le plan XZ de la projection de couronne.

- Recherche des coordonnées X et Y sur le profil, dans le plan XY

Le profil est scindé en deux demi profils (Prof1 et Prof2) qui se séparent au niveau du point le plus haut, c'est-à-dire le sommet de l'arbre.

Prof1 et Prof2 sont découpés selon un même nombre d'unités défini dans la variable NbMailleY. Ces unités sont équidistantes sur chaque demi profil, c'est-à-dire que la longueur de toutes les unités sur un demi profil est une constante. Le nombre d'unités est identique sur les deux demi profils. Le nombre d'unités est une option variable du logiciel,

plus ce nombre est important plus la précision est accrue mais plus la construction 3D réclame de temps, de mémoire et d'espace disque.

Les deux demi profils ayant le même nombre de division, une droite est tracée entre Prof1 et Prof2 reliant chaque points équivalents. A ce stade, le profil est divisé par des droites qui rejoignent chaque points équivalents des demi profils Prof1 et Prof2. Ces droites (D-Profil) deviennent les droites de référence dans le plan XY, elles fournissent les coordonnées X et Y de la construction.

- Recherche de la coordonnée Z sur la Projection, dans le plan XZ

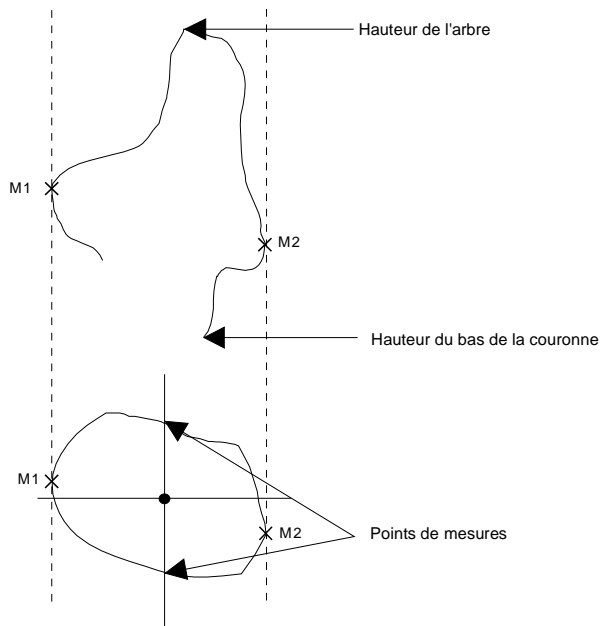
La projection de couronne est à son tour scindée en deux demi projections (Proj1 et Proj2) qui se séparent au niveau des points M1 et M2. La longueur M1-M2 représente la longueur de référence de la projection de couronne (D-M1M2). La longueur de référence du profil (D-Profil) est comparée à la longueur de référence de la projection. Le rapport entre la longueur de la droite D-Profil et la longueur de la droite M1M2 est toujours inférieure ou égale à 1. S'il est égale à 1, cela signifie que la droite D-profil coïncide exactement avec la droite M1M2 sur le profil. Ce rapport représente le facteur d'échelle qui est appliqué à la demie projection de couronne (Proj1) de sorte que la nouvelle distance M1M2 sur la projection soit identique à la longueur de référence du profil (D-Profil). Le demi contour Proj1 est remis à l'échelle selon ce facteur et devient la nouvelle projection Proj1'. La courbe Proj1' est synchronisée avec la droite D-Profil. Cette dernière est décrite dans le plan XY alors que la courbe Proj1' est dessinée dans le plan XZ. La coordonnée X devient la jonction entre ces deux courbes. Pour chaque point de la droite D-Profil, la coordonnée X est recherchée sur la courbe Proj1' qui fournit alors la coordonnée Z dans le plan XZ. Chaque point de la droite D-Profil devient donc un point 3D défini par un triplet de coordonnées (X, Y provenant du profil et Z provenant de la projection).

Cette opération est répétée pour chaque point de la droite D-Profil. Le nombre de points des droites D-Profil est inscrit dans la variable NbMailleX et comme pour NbMailleY, plus cette variable est importante plus la précision augmente mais plus les calculs sont importants. Une droite D-Profil est confrontée à Proj1 et à Proj2 et l'opération est répétée pour chaque droite D-Profil de sorte que le nombre final de points 3D est défini par le produit suivant :

$$\text{Nombre de point 3D} = 2 * \text{NbmailleX} * \text{NbmailleY}$$

Cet algorithme est intégré au logiciel Profil3D et la construction tridimensionnelle est contrôlée par une pré-visualisation de la projection et du profil de l'arbre de sorte que l'utilisateur possède la maîtrise de la construction définitive. En modifiant les variables et les options du tracé, il ajuste la construction de la projection et du profil aux dessins originaux. Les figures suivantes montrent le résultat du protocole informatique de construction en trois étapes distinctes.

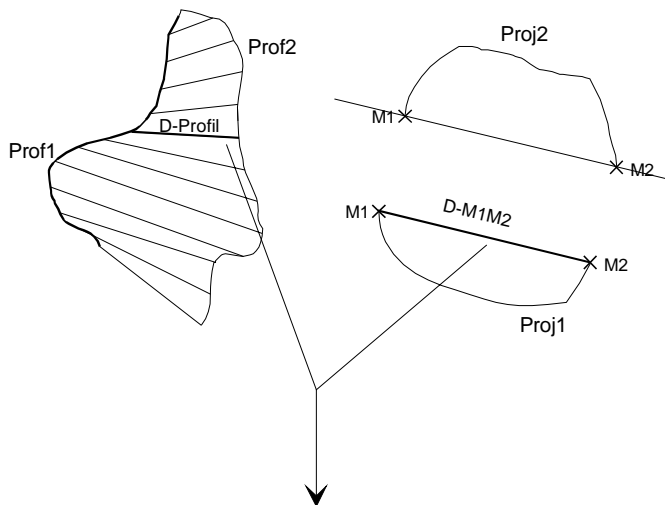
## Illustration du principe de la construction 3D



### Analyse des informations mesurées sur le terrain et remise à l'échelle.

- Remise à l'échelle du profil de l'arbre selon l'axe vertical depuis les mesures de hauteur (hauteur du sommet et du bas de la couronne). Remise à l'échelle selon l'axe horizontal depuis la distance M1-M2 obtenue sur la projection.

- Remise à l'échelle de la projection de couronne selon l'axe vertical et l'axe horizontal depuis les 4 points de mesures.



### Prélèvements des demi contours

- Distinction des deux demi profils (Prof1 et Prof2) depuis le sommet. Construction des droites (D-Profil) reliant les points équidistants sur les demi profils. Le nombre de droite est défini par la variable NbmailleY.

- Découpage de la projection en deux demi projection depuis les points M1 et M2.

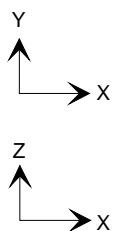
### Calcul du rapport d'échelle

- Le rapport entre la longueur de D-Profil et celle du segment M1M2 défini, pour chaque droite D-Profil, le facteur d'échelle de la projection Proj1

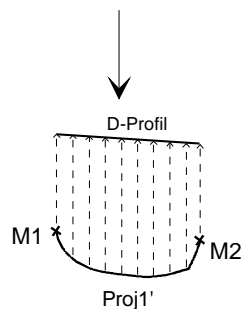
### Obtention de la coordonnée Z

- La demi projection (Proj1) est remise à l'échelle selon le rapport précédent et les coordonnées Z sont affectées à la droite D-Profil

Plan d'observation



$$0 < \frac{\text{D-Profil}}{\text{D-M1M2}} < 1$$



## Le logiciel PROFIL 3D

**Informations géométriques et géographiques sur le profil et la projection de couronne de l'arbre**

Identification de l'arbre

Code d'identification :  → Sélectionner dans la liste

Famille :  Nom scientifique :

Position en X sur la parcelle (en m) :  Position en Y sur la parcelle (en m) :

Diamètre (DBH, cm) :

---

Dimensions du profil (en cm)

Hauteur totale (cm) :

Hauteur du fût (cm) :

Orientation du Profil (en degré) :

Dimensions de La Couronne (en cm)

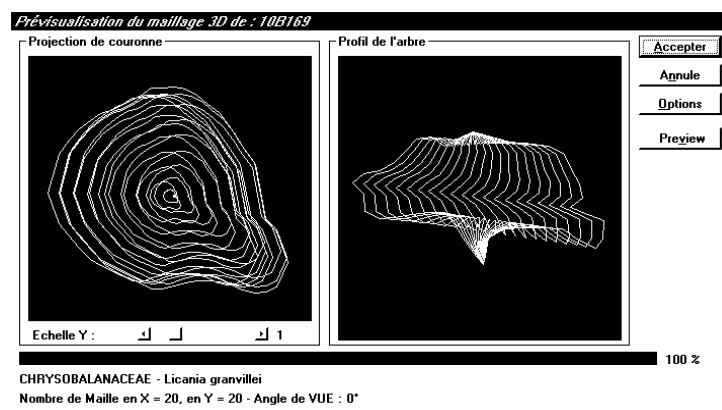
Haut :

Gauche :  Droite :

Bas :

Orientation de la Projection (en degré) :

**Etape 1 :** Entrée des coordonnées géométriques et des informations botaniques sur l'arbre. Les profils et projection de couronne sont numérisés



**Etape 2 :** Visualisation de la construction de l'arbre. La courbe la plus extérieure de la projection (normalement en couleur sur l'écran) représente la projection obtenue sur le terrain et remise à l'échelle. Noter la possibilité de modifier le facteur d'échelle de l'axe Y sur la projection de couronne de manière à faire coïncider visuellement la construction avec la projection réelle.



**Etape 3 :** Construction définitive de l'arbre à ses coordonnées cartésiennes sur la parcelle. Après les réglages effectués à l'étape 2, chaque arbre devient un objet comportant toutes ses informations géométriques et botaniques. La totalité des arbres forment un profil en trois dimensions et définissent la base de données géométrique et botanique.

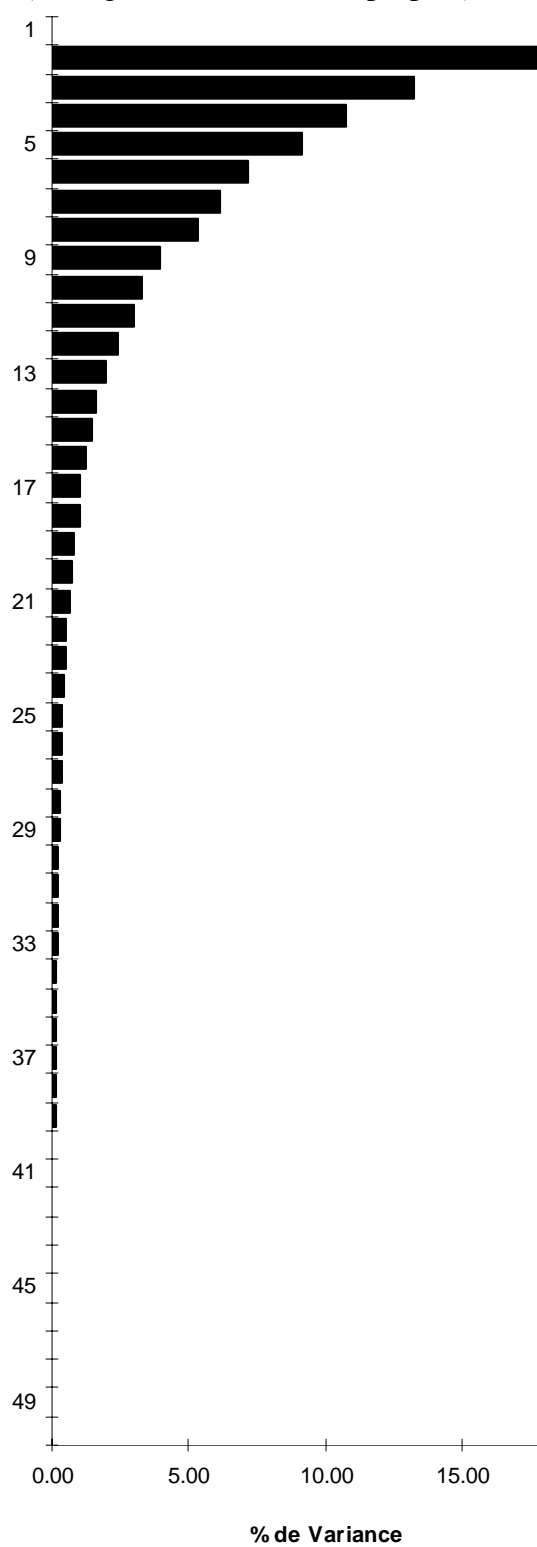
## **Annexe 2**

Analyse en composantes principales  
du Tableau 3D

## Interprétation des variables de l'analyse

	Valeurs propres	Pourcentages de variance	Pourcentage cumulé
1	9.49	19.37	19.37
2	6.50	13.27	32.64
3	5.28	10.78	43.41
4	4.47	9.13	52.54
5	3.51	7.16	59.70
6	3.02	6.16	65.87
7	2.63	5.37	71.23
8	1.93	3.95	75.18
9	1.63	3.32	78.50
10	1.48	3.02	81.52
11	1.18	2.40	83.92
12	0.95	1.95	85.87
13	0.78	1.60	87.47
14	0.70	1.43	88.90
15	0.60	1.21	90.12
16	0.51	1.04	91.16
17	0.49	1.00	92.16
18	0.41	0.83	92.99
19	0.35	0.72	93.71
20	0.33	0.67	94.38
21	0.27	0.54	94.93
22	0.25	0.51	95.44
23	0.22	0.44	95.88
24	0.20	0.40	96.28
25	0.19	0.38	96.67
26	0.16	0.33	97.00
27	0.15	0.31	97.30
28	0.14	0.28	97.59
29	0.12	0.25	97.83
30	0.11	0.23	98.06
31	0.10	0.20	98.27
32	0.09	0.18	98.45
33	0.08	0.17	98.62
34	0.08	0.16	98.77
35	0.07	0.14	98.91
36	0.06	0.13	99.04
37	0.06	0.12	99.16
38	0.05	0.11	99.27
39	0.05	0.11	99.38
40	0.05	0.09	99.47
41	0.04	0.09	99.56
42	0.04	0.08	99.64
43	0.04	0.07	99.71
44	0.03	0.07	99.78
45	0.03	0.06	99.84
46	0.03	0.05	99.89
47	0.02	0.05	99.94
48	0.02	0.04	99.98
49	0.01	0.02	100.00

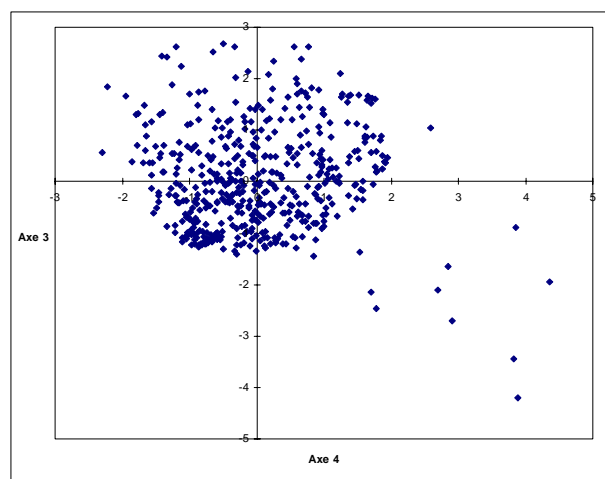
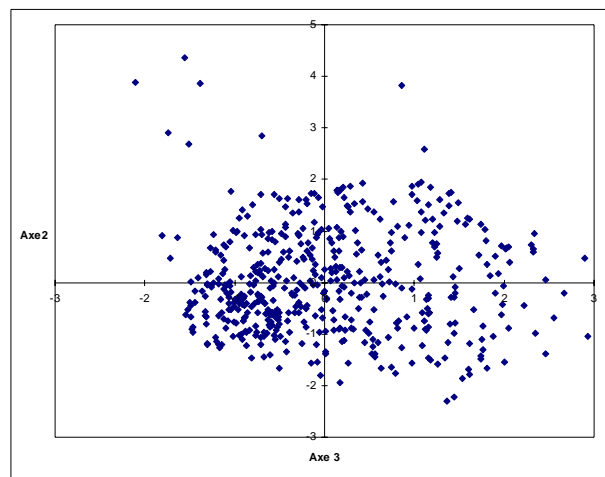
(Histogramme des valeurs propres)



## Corrélation des variables sur les axes et représentation des individus sur les plans factoriels

Classes (en m)	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
5	-0.024	0.123	0.057	0.068
6	0.014	0.109	0.008	0.041
7	0.042	0.146	-0.031	0.055
8	0.106	0.116	-0.125	-0.068
9	0.144	0.068	-0.206	-0.118
10	0.108	-0.046	-0.27	-0.091
11	0.094	-0.132	-0.244	-0.014
12	0.089	-0.172	-0.213	0.135
13	0.088	-0.271	-0.192	0.292
14	0.095	-0.353	-0.116	<b>0.422</b>
15	0.06	-0.395	-0.077	<b>0.51</b>
16	0.032	-0.398	-0.029	<b>0.577</b>
17	0.02	-0.335	0.047	<b>0.621</b>
18	-0.002	-0.313	0.244	<b>0.626</b>
19	0.021	-0.253	<b>0.366</b>	<b>0.626</b>
20	0.072	-0.13	<b>0.479</b>	<b>0.609</b>
21	0.124	-0.017	<b>0.575</b>	<b>0.531</b>
22	0.163	0.097	<b>0.669</b>	0.392
23	0.182	0.174	<b>0.715</b>	0.272
24	0.197	0.223	<b>0.718</b>	0.192
25	0.216	0.341	<b>0.661</b>	0.069
26	0.239	<b>0.475</b>	<b>0.567</b>	-0.005
27	0.244	<b>0.551</b>	<b>0.464</b>	-0.066
28	0.248	<b>0.62</b>	0.348	-0.116
29	0.209	<b>0.694</b>	0.194	-0.081
30	0.162	<b>0.74</b>	0.085	-0.017
31	0.097	<b>0.773</b>	-0.004	0.002
32	-0.014	<b>0.791</b>	-0.107	0.05
33	-0.091	<b>0.767</b>	-0.174	0.085
34	-0.206	<b>0.743</b>	-0.248	0.183
35	-0.35	<b>0.575</b>	-0.334	0.353
36	<b>-0.405</b>	<b>0.506</b>	-0.346	0.408
37	<b>-0.525</b>	<b>0.41</b>	-0.354	0.408
38	<b>-0.612</b>	0.299	-0.305	0.413
39	<b>-0.681</b>	0.255	-0.25	0.361
40	<b>-0.814</b>	0.126	-0.088	0.225
41	<b>-0.842</b>	0.07	-0.05	0.152
42	<b>-0.838</b>	0.07	-0.022	0.123
43	<b>-0.858</b>	0.044	0.009	0.077
44	<b>-0.875</b>	-0.029	0.081	0.034
45	<b>-0.883</b>	-0.076	0.154	-0.027
46	<b>-0.818</b>	-0.077	0.256	-0.16
47	<b>-0.764</b>	-0.105	0.317	-0.218
48	<b>-0.72</b>	-0.145	0.378	-0.245
49	<b>-0.692</b>	-0.13	0.4	-0.268
50	<b>-0.645</b>	-0.157	0.402	-0.32
51	<b>-0.542</b>	-0.148	0.407	-0.324
52	<b>-0.419</b>	-0.133	0.357	-0.313
53	-0.188	-0.094	0.174	-0.188

\* Les corrélations supérieures à 0,4 (en valeur absolue) sont mis en gras et les régions de plus fortes contributions sont entourées





# Index des noms de plante

# Index des plantes

## **Annonaceae 40; 167**

- Anaxagorea dolichocarpa* Sprague & Sandw.  
92; 120; 122; **124**; 132; 140; 143; 148; 170;  
**175**; 191; 197  
*Duguetia calycina* Benoist 122; 140; 144; 148  
*Duguetia pycnastera* Sandw. 122  
*Duguetia surinamensis* R.E.Fries 170  
*Fusaea longifolia* (Aubl.) Safford **133**  
*Guatteria guianensis* (Aubl.) R.E.Fries 91; 104  
*Guatteria punctata* (Aubl.) Howard **118**; 122;  
124  
*Guatteria schomburgkiana* Mart. 122  
*Oxandra asbeckii* (Pulle) R.E.Fries 71  
*Unonopsis rufescens* (Baill.) R.E.Fries 91;  
122 ; **135**  
*Xylopia nitida* Dunal 48; 71; 72  
*Xylopia pulcherrima* Sandwith 120; 122

## **Apocynaceae**

- Anartia meyeri* (G. Don) Miers 121  
*Bonafousia disticha* (DC.) Boiteau & Allorge  
164  
*Bonafousia macrocalyx* (Müll.Arg.) Boiteau &  
Allorge 100  
*Bonafousia undulata* (Vahl) DC. 92; 100; 163;  
164; **166**  
*Lacmellea floribunda* (Poepp.) Benth. &  
Hook.f. 122

## **Araceae**

- Anthurium acaule* (Jacq.) Schott. 188  
*Philodendron goeldii* G.M.Barroso 154; 156  
*Philodendron insigne* Schott 19; 21 ; **106**  
*Philodendron scandens* K.Koch & Sello 21;  
156  
*Philodendron solimoesense* A.C.Smith. 154;  
156  
*Spathiphyllum humboldtii* Schott 19

## **Araliaceae**

- Schefflera decaphylla* (Seem.) Harms 21; 89;  
91; 92; 120

## **Arecaceae**

- Astrocaryum paramaca* Mart. 19; 179; 180;  
183; **189**  
*Astrocaryum sciophilum* (Miq.) Pulle 21; **31**;  
92; 179; 180; **181**; **182**; 183; 185; 186; 187;  
**189**; 191; 197  
*Bactris raphidacantha* Wess. Boer 180  
*Eugeissona triste* Griff. 187  
*Euterpe oleracea* Mart. 19  
*Jessenia bataua* (Mart.) Burret subsp.  
*oligocarpa* (Griseb. & H.Wendl.) Balick  
19; 21; 92; 98; 179; 180; **181**; **182**; 183;  
185; **186**; 194  
*Maximiliana maripa* (Corrêa) Drude 98

- Oenocarpus bacaba* Mart. 98; 179; 185; **186**;  
194

- Orbignya polysticha* Burret 179

- Scheelea maripensis* Glassman 19; **165**; 179;  
180; **181**; **182**; 183; **189**

## **Bignoniaceae**

- Jacaranda copaia* (Aubl.) D.Don 21; 91; 120  
*Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl.  
48

## **Boraginaceae**

- Cordia nodosa* Lam. 120; 125  
*Cordia sprucei* Mez 120; 125

## **Bromeliaceae: 21; 156**

## **Burseraceae**

- Bursera simaruba* (L.) Sarg. 3; 151  
*Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand 21  
*Protium sp.* 92; 120

## **Cactaceae**

- Hylocereus triangularis* (L.) Britton & Rose  
156  
*Rhipsalis baccifera* (J.Mill.) Stearn 156

## **Caesalpiniaceae**

- Bocoa prouacensis* Aubl. 164; 170  
*Crudia bracteata* Benth. 71; **106** ; 122; 132;  
**133**; **135**; 140; 145; 147; 148; 149; 163;  
**166**  
*Dicorynia guianensis* Amsh. 88; 89; 132; 163;  
**165**  
*Eperua falcata* Aubl. 71; 75; 88; 89; 122; 132;  
**135**; 140; 147; 148; 164; **165**; **167**; 170;  
172; 194; 204  
*Eperua grandiflora* (Aubl.) Benth. 71; 75; 88;  
89; 164; **167**  
*Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.  
Léonard **74**  
*Paloue guianensis* Aubl. **126**  
*Swartzia polyphylla* DC. 89  
*Vouacapoua americana* Aubl. 71; 89; 163

## **Caryocaraceae**

- Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers. 26; 71

## **Cecropiaceae**

- Cecropia obtusa* Trécul 21  
*Cecropia sciadophylla* Mart. 17; 48; 71  
*Cecropia sp. pl.* 49; 91  
*Coussapoa angustifolia* Aubl. 19  
*Coussapoa sp. pl* 154; 156  
*Pourouma sp.* 21; 91  
*Pourouma sp. pl.* 91

## **Celastraceae**

- Goupia glabra* Aubl. 48; 49; 71; 72; 88; 89;  
103; **106**; 107; 115; 120

## **Chrysobalanaceae 40**

- Couepia guianensis* Aubl. 88  
*Licania alba* (Bern.) Cuatrec. 71; 91; 204

- Licania canescens* Benoist 92  
*Licania granvillei* Prance **37**  
*Licania hypoleuca* Benth. 120; 203  
*Licania* sp. **124** ; 132 ; **133**
- Clusiaceae**  
*Clusia grandiflora* Splitg. **158**  
*Clusia* sp. **158**  
*Clusia* sp. pl. 154; 156  
*Moronobea coccinea* Aubl. 92  
*Rheedia benthamiana* Planch. & Triana 120  
*Rheedia* sp. 163  
*Tovomita* sp. 21; 104 ; **165**  
*Tovomita* sp.11 121; **124**; 163  
*Vismia ramuliflora* Miq. **133**
- Combretaceae**  
*Buchenavia grandis* Ducke 48; **135**  
*Terminalia amazonia* (J.F.Gmel.) Exell 88
- Connaraceae**  
*Connarus fasciculatus* (DC.) Planch. 164
- Cyatheaceae**  
*Cyathea innrayana* Hook. 188  
*Cyathea muricata* Willd. 188
- Cyclanthaceae**  
*Asplundia rigida* (Aubl.) Harling 188
- Dichapetalaceae**  
*Tapura guianensis* Aubl. 122
- Dipterocarpaceae**  
*Dipterocarpus* sp. pl. 89  
*Hopea* sp. pl. 89  
*Shorea* sp. pl. 89
- Ebenaceae**  
*Diospyros* sp. 94
- Euphorbiaceae**  
*Drypetes variabilis* Uittien 92  
*Omalanthus populifolius* R. Grah. 150  
*Ricinus communis* L. 153  
*Sagotia racemosa* Baill. 71; 104; **105**; **135**  
*Sandwithia guyanensis* Lanj. **106**; 120; 132; 140; 143; 148; 163; 164; **165**; **166**; **167**
- Flacourtiaceae**  
*Laetia procera* (Poepp.) Eichler 48; 49; 71; 72; **124**
- Hippocrateaceae**  
*Cheiloclinium cognatum* (Miers) A.C.Smith. 122; 132; 163
- Humiriaceae** 154; **155**
- Icacinaceae**  
*Dendrobangia boliviana* Rusby 19; 92
- Lauraceae**  
*Endlicheria* sp. **33** ; 34; 120; 122
- Lecythidaceae** **40**  
*Eschweilera coriacea* (DC.) S.A.Mori 92; 203  
*Eschweilera decolorans* Sandwith **135**; **136**; 140; 145; 170  
*Eschweilera grandiflora* (Aubl.) Sandwith **165**  
*Eschweilera micrantha* (O.Berg) Miers **33**; 34; 71; 91; 140; 146; 204
- Eschweilera parviflora* (Aubl.) Miers 71; 75; 163; **166**  
*Eschweilera pedicellata* (Rich.) S.A.Mori 92; 140; 145; 148; 170; 204  
*Eschweilera sagotiana* Miers 71; **106** ; **157**  
*Lecythis ampla* Miers 7; 8  
*Lecythis holcogyne* (Sandwith) S.A.Mori 92  
*Lecythis idatimon* Aubl. 21; 71; 132; **135**; **136**; **140**; 146; 148; 163; **165**; **166**  
*Lecythis persistens* Sagot subsp *persistens* 71; 91; 92; **106**; 132; **136**; 140; 146  
*Lecythis zabucajo* Aubl. 163
- Loranthaceae**  
*Phthirusa* sp. pl. 156
- Magnoliaceae**  
*Magnolia grandiflora* L. 190
- Malpighiaceae**  
*Byrsonima laevigata* (Poir.) DC. 89
- Marantaceae**  
*Calathea* 4  
*Ischnosiphon obliquus* (Rudge) Körn. 19
- Marcgraviaceae**  
*Norantea guianensis* Aubl. 156
- Melastomataceae**  
*Miconia calvescens* DC. 5; **6**; 71; **74**; 198; 199  
*Miconia fragilis* Naudin 199  
*Miconia mirabilis* (Aubl.) L.O.Williams 199  
*Miconia tschudyoides* Cogn. 92; 132  
*Mouriri crassifolia* Sagot 163; 170
- Meliaceae**  
*Carapa guianensis* Aubl. 150  
*Carapa procera* DC. 120; 125  
*Guarea guidonia* (L.) Sleumer 75  
*Guarea michel-moddei* T.D.Penn.& S.A.Mori 120  
*Guarea pubescens* (Rich.) A.Juss. subsp. pubescens 120  
*Swietenia macrophylla* King 75  
*Trichilia schomburgkii* C.DC. 164
- Mimosaceae**  
*Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell 7  
*Hydrochorea corymbosa* (A. Rich.) Barneby & Grimes **157**  
*Inga lomatophylla* (Benth.) Pitt. 91  
*Inga paraensis* Ducke 89; 163  
*Inga* sp. 92; 104  
*Inga stipularis* DC. 163  
*Inga umbellifera* (Vahl) Steud. ex DC. **126**  
*Parkia velutina* Benoist 120  
*Trifolium repens* L. 134; 153
- Moraceae**  
*Brosimum acutifolium* Huber 88; 90  
*Ficus nymphaeifolia* Mill. 154; 156  
*Naucleopsis* sp. 156
- Musaceae**  
*Heliconia acuminata* Rich. 19  
*Heliconia richardiana* Miq. 19

*Phenakospermum guyannense* (Rich.) Endl. ex Miq. 19

**Myristicaceae**  
*Iryanthera sagotiana* (Benth.) Warb. **106** ;122; 125  
*Virola michelii* Heckel 71; 89

**Myrtaceae**  
*Acmena ingens* (F. Muell. ex C. Moore) G.P. Guymer & Hyland 150  
*Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden 153  
*Eugenia* cf. *muricata* DC. 164  
*Eugenia coffeifolia* DC. 92; 100; 163  
*Eugenia cupulata* Amshoff 91  
*Eugenia macrocalyx* (Rusby) McVaugh **133**  
*Eugenia patrisii* Vahl 100  
*Eugenia* sp. 6 170  
*Myrcia decorticans* DC. 100  
*Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg 100

**Nyctaginaceae**  
*Neea* sp. 117; **118** ; 177; 199

**Ochnaceae**  
*Ouratea melinonii* (Tiegh.) Lemée 132; **135**; 140; 143; 147; 148

**Olacaceae**  
*Miquartia guianensis* Aubl. 7; 150

**Orchidaceae** 21; 156

**Papilionaceae**  
*Ormosia melanocarpa* Kleinhoonte 88; 89  
*Ormosia* sp. 154; **155**

**Piperaceae**  
*Piper aequale* Vahl 122; 150  
*Piper amalago* L. 150  
*Piper auritum* Kunth 150  
*Piper hispidum* Swartz 150  
*Piper lapathifolium* Steud. 150

**Portulacaceae**  
*Portulaca oleracea* L. 153

**Quinaceae** **135**  
*Quiina guianensis* Aubl. 163

**Rapateaceae**  
*Rapatea paludosa* Aubl. 19  
*Spathanthus unilateralis* (Rudge) Desv. 19

**Rhizophoraceae**  
*Cassipourea guianensis* Aubl. 71; **124**; 140; 144; 148; 170

**Rubiaceae**  
*Iseria coccinea* (Aubl.) J.F. Gmel. 199

**Rutaceae**  
*Melicope micrococca* (F. Muell.) T.G. Hartley 150

**Sapindaceae**  
*Talisia mollis* Kunth ex Cambess. 120; 132 ; **133**  
*Talisia* sp. pl. 125

**Sapotaceae**  
*Chrysophyllum lucentifolium* Cronquist subsp. *pachycarpum* Pires & T.D. Penn. 48  
*Manilkara bidentata* (DC.) A. Chev. 75  
*Micropholis guyanensis* (DC.) Pierre subsp. *guyanensis* 122; 125  
*Micropholis obscura* T.D. Penn. 89  
*Pouteria brachyandra* (Aubrév. & Pellegr.) T.D. Penn. 21  
*Pouteria egregia* Sandwith 89; 103; **106**; 115; **166**  
*Pouteria* sp. 92; 163; 164  
*Pradosia cochlearia* (Lecomte) T.D. Penn. 26; 71; 98; 147

**Simaroubaceae**  
*Simaba cedron* Planch. 120  
*Simaba polyphylla* (Cavalcante) W.W. Thomas 120  
*Simarouba amara* Aubl. 7; 8; 88

**Solanaceae**  
*Duboisia myoporoides* R.Br. 150  
*Markea coccinea* Rich. 156  
*Solanum aviculare* Forst. 150

**Sterculiaceae**  
*Argyrodendron actinophyllum* (C. Moore) Edlin 150  
*Argyrodendron peralatum* (F. M. Bailey) I.H. Boas 150  
*Scaphopetalum amoenum* A. Cheval. 117; **118**; 177  
*Sterculia pruriens* (Aubl.) K. Schum. 88; 89; 108; 109; 120  
*Sterculia* sp. pl. 125

**Thurniaceae**  
*Thurnia sphaerocephala* (Rudge) Hook. f. 19

**Tiliaceae**  
*Muntingia calabura* L. 5

**Violaceae** **40**  
*Amphirrhox longifolia* (A. St.- Hil.) Spreng. **106**; 140; 142; 148  
*Rinorea amapensis* Hekking 21; 92; 104; 122; **124**; **127**; **133**; **135**; 140; 142; 148; 151; **152**; 163; 164; **166**; **167**; **176**; **178**; 187; **189**; 191; 197  
*Rinorea pectino-squamata* Hekking **106** ; 140; 144; 148; 164; **167**

**Vochysiaceae**  
*Qualea rosea* Aubl. 89  
*Ruizterania albiflora* (Warm.) Marc.-Berti 48; 89

# Index des illustrations

• <b>Figure 1 :</b> Propriétés optiques de cinq feuilles de <i>Bursera simaruba</i> (d'après, Lee, 1987).	3
• <b>Figure 2 :</b> Evolution conjointe du développement architectural et de la forme de la couronne de <i>Miconia calvescens</i> durant sa progression verticale dans les forêts de l'île de Tahiti (d'après Birnbaum, 1991)	6
• <b>Figure 3 :</b> La Guyane française et les sites d'observation	12
• <b>Figure 4 :</b> Le dispositif ECEREX (ECologie ERosion EXpérimentation)	14
• <b>Figure 5 :</b> Les parcelles étudiées (Arbocel A, Arbocel B et 5B-10B)	16
• <b>Figure 6 :</b> Localisation de la parcelle 5B-10B de 1ha dans la parcelle 1-10B de 10 ha	18
• <b>Figure 7 :</b> Relations entre la topographie et la diversité floristique	20
• <b>Figure 8 :</b> La structure diamétrale du peuplement	24
• <b>Figure 9 :</b> Principe et fonctionnement du télémètre optique	30
• <b>Figure 10 :</b> Le télémètre et la mise au point optique	31
• <b>Figure 11 :</b> Erreurs de parallaxes dues à la vue oblique depuis le sol	33
• <b>Figure 12 :</b> Les informations indispensables à la construction 3D des arbres	35
• <b>Figure 13 :</b> Protocole de construction des arbres en trois dimensions (ex : <i>Licania granvillei</i> )	37
• <b>Figure 14 :</b> Caractérisation géométrique des vues 3D	38
• <b>Figure 15 :</b> Les vues du profil en trois dimensions	40
• <b>Figure 16 :</b> L'analyse structurale tridimensionnelle	42
• <b>Figure 17 :</b> Le tableau 3D et la méthode de discrétisation	45
• <b>Figure 18 :</b> La surface de la canopée des forêts secondaire et primaire perturbée d'Arbocel	50
• <b>Figure 19 :</b> La surface de la canopée de la forêt primaire intacte (Parcelle 5B-10B, 1ha)	51
• <b>Figure 20 :</b> Les ondulations de la canopée selon le type forestier	52
• <b>Figure 21 :</b> Relations entre les Unités de Canopée et la topographie de la parcelle 5B-10B	53
• <b>Figure 22 :</b> La stratification des ensembles arborescents selon le type forestier	59
• <b>Figure 23 :</b> Les ensembles arborescents ou la stratification selon Richards (1952)	60
• <b>Figure 24 :</b> La superposition des ensembles arborescents selon la hauteur de la canopée en forêt primaire (parcelle 5B-10B)	62
• <b>Figure 25 :</b> La superposition des ensembles arborescents et la stratification selon Oldeman (1974)	63
• <b>Figure 26 :</b> Corrélation des variables de l'analyse factorielle (classe de hauteurs) sur les axes 1 et 2 du plan factoriel	65
• <b>Figure 27 :</b> Ordination des points de mesure sur le plan factoriel formé par les axes 1 et 2	66
• <b>Figure 28 :</b> Représentation schématique des phases de <u>migration</u> vers les hauteurs de référence et de <u>séparation</u> en ensembles arborescents distincts pour une série de strates ponctuelles selon la hauteur de la canopée	67
• <b>Figure 29 :</b> Hypothèse d'un état structural homéostatique	70
• <b>Figure 30 :</b> La stratification et la canopée des forêts monospécifiques	74
• <b>Figure 31 :</b> Relations entre la surface topographique de la canopée et la diversité floristique	76
• <b>Figure 32 :</b> Description de la couverture pédologique de la parcelle "biodiversité" (d'après Fig. 3b, Sabatier et al., sous presse) et délimitation de la parcelle 5B-10B	77
• <b>Figure 33 :</b> Schématisation de l'organisation forestière	79
• <b>Figure 34 :</b> Photographies aériennes de la forêt primaire intacte et secondaire (1/5000, 1991)	80
• <b>Figure 35 :</b> Les événements topographiques des surfaces limites du volume arborescent	84
• <b>Figure 36 :</b> Les convexités des Unités de Canopée Haute (U.C.H.)	87
• <b>Figure 37 :</b> Etirement et plissement de la surface de la canopée dans les UCH	90
• <b>Figure 38 :</b> Les concavités dans les Unités de Canopée Basse (U.C.B.)	93
• <b>Figure 39 :</b> Courbes d'impact des perturbations (concavités) de la canopée	95
• <b>Figure 40 :</b> Les événements topographiques de la surface de la canopée	97
• <b>Figure 41 :</b> Délimitation des groupes émergents et des perturbations sur la photographie aérienne datée de 1991 (1/5000 <sup>ème</sup> )	99

• <b>Figure 42</b> : Les événements topographiques de la surface arborescente inférieure	102
• <b>Figure 43</b> : Les cavités de la surface arborescente inférieure	105
• <b>Figure 44</b> : Les cavités cylindriques provenant de la chute d'une branche	106
• <b>Figure 45</b> : Le parallélisme des surfaces du volume arborescent	111
• <b>Figure 46</b> : Conversion des 256 niveaux de gris en une image binaire noir et blanc	112
• <b>Figure 47</b> : La circulation verticale des arbres dans le volume arborescent	118
• <b>Figure 48</b> : Variation du profil externe et la forme globale de la couronne en fonction du paramètre $b$	120
• <b>Figure 49</b> : Variation de la forme des couronnes d'arbres dans la symétrie axiale	123
• <b>Figure 50</b> : La forme des arbres dans la symétrie axiale	124
• <b>Figure 51</b> : Perte de la symétrie axiale chez les arbres ripicoles.	126
• <b>Figure 52</b> : Perte de la symétrie axiale chez <i>Rinorea amapensis</i>	127
• <b>Figure 53</b> : Représentation des indices et signification des écarts à la symétrie axiale	129
• <b>Figure 54</b> : Distribution des indices de symétrie parmi les 523 arbres de DBH=2-10 cm.	131
• <b>Figure 55</b> : Evaluation de la symétrie axiale de quelques arbres d'après leur profil et leur projection de couronne	133
• <b>Figure 56</b> : Ensembles assimilateurs composites	135
• <b>Figure 57</b> : Contact horizontal entre une couronne et un tronc	136
• <b>Figure 58</b> : Relation entre la topographie de la surface arborescente inférieure et la perte de la symétrie axiale des arbres (DBH=2-10 cm) dans la première unité de canopée haute (UCH-1)	137
• <b>Figure 59</b> : Relation entre le taux de symétrie ( $I$ global) et le taux d'occupation (télémètre) dans la première unité de canopée haute (UCH-1)	138
• <b>Figure 60</b> : Protocole de construction de la courbe Aire = $f$ (hauteur) par espèce.	140
• <b>Figure 61</b> : Distribution du diamètre maximal des 300 espèces de la parcelle 5B-10B sur la parcelle de 10 ha et délimitation des ensembles arborescents.	141
• <b>Figure 62</b> : Courbes d'occupation (maximale, moyenne et minimale) des espèces regroupées selon leur appartenance aux deux ensembles arborescents.	147
• <b>Figure 63</b> : Cartographie de l'ombrage rouge (R : FR) sous le disque foliaire de deux <i>Rinorea amapensis</i>	152
• <b>Figure 64</b> : Circulation quotidienne et vitesses des masses d'air dans la canopée d'une forêt tempérée décidue à l'Est des Etats-Unis (d'après Parker, 1995). (Remarque : les courbes de niveau délimitent des vitesses de 0,5 m.s <sup>-1</sup> )	154
• <b>Figure 65</b> : Intégration et exclusion des arbres de la canopée	155
• <b>Figure 66</b> : Mouvements des couronnes lors d'une rafale de vent dans la canopée	157
• <b>Figure 67</b> : Occupation de la couronne d'un arbre par les héli-épiphytes	158
• <b>Figure 68</b> : Ecoulement de l'eau dans le sol aux échelles microscopique et macroscopique (Mullon, 1995)	160
• <b>Figure 69</b> : Règles coopératives et non coopératives entre deux individus ayant des vitesses différentes de progression dans le volume arborescent.	162
• <b>Figure 70</b> : Comblement des cavités du volume arborescent (ex : cav-01)	165
• <b>Figure 71</b> : Comblement vertical d'une cavité par <i>Bonafousia undulata</i> et <i>Eschweilera parviflora</i>	166
• <b>Figure 72</b> : Cavité et comblement vertical par un <i>Eperua falcata</i>	167
• <b>Figure 73</b> : Composition et structure de l'ensemble arborescent inférieur	169
• <b>Figure 74</b> : Distribution du diamètre maximum des espèces de la parcelle 10 ha pondérée par le nombre d'individus de chaque espèce.	172
• <b>Figure 75</b> : Fluidité et composition dans l'ensemble arborescent inférieur	174
• <b>Figure 76</b> : Répartition de <i>Anaxagorea dolichocarpa</i> dans les cavités du volume arborescent.	175
• <b>Figure 77</b> : Répartition de <i>Rinorea amapensis</i> sur la parcelle 5B-10B	176
• <b>Figure 78</b> : Multiplication végétative chez <i>Rinorea amapensis</i>	178
• <b>Figure 79</b> : Le volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs	181
• <b>Figure 80</b> : Mouvements du limbe des palmiers en entonnoir avec le poids de la pluie	182

• <b>Figure 81</b> : Volume d'exclusion hémisphérique des palmiers en entonnoirs _____	183
• <b>Figure 82</b> : Distribution des espèces de palmiers en entonnoirs sur la parcelle 5B-10B _____	184
• <b>Figure 83</b> : Densité et nombre d'arbres (DBH = 2-10cm) selon la superficie ou le diamètre du volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs _____	185
• <b>Figure 84</b> : Représentation schématique de la différence de fluidité entre l'intérieur et l'extérieur du volume d'exclusion des palmiers en entonnoirs _____	186
• <b>Figure 85</b> : Répartition des palmiers en entonnoir et des cavités sur la parcelle 5B-10B _____	187
• <b>Figure 86</b> : Inhibition de la dynamique du volume arborescent _____	189
• <b>Figure 87</b> : Gestion de l'espace par un palmier arborescent et un arbre à progression lente _____	195
• <b>Figure 88</b> : L'organisation dynamique du volume arborescent et les contraintes à son fonctionnement perpétuel _____	202
• <b>Figure 89</b> : Relation taille diamètre dans l'échantillon des 523 arbres _____	204



### Résumé :

A l'aide d'un télémètre optique mis au point dans le cadre de cette étude, la forêt de la Piste de St. Elie (Guyane française) est étudiée comme un volume complexe dans lequel on discerne des volumes occupé et inoccupé par la couronne des arbres. La répartition tridimensionnelle de ces volumes dans trois types forestiers permet de distinguer une évolution structurale inscrite dans un continuum depuis une forêt secondaire âgée de 20 ans, une forêt primaire perturbée et une forêt primaire intacte. Dans cette dernière, ce continuum se retrouve depuis les secteurs perturbés par des trouées dans la canopée jusqu'aux secteurs qui tendent vers une organisation des couronnes à trois hauteurs privilégiées. Cet état organisé de la forêt fait alors intervenir la progression verticale des couronnes d'arbres, leur dilatation dans le plan horizontal et leurs interactions comme les règles fondamentales qui régissent la dynamique du volume forestier. Une organisation dynamique non cyclique est alors proposée pour définir le fonctionnement d'une forêt primaire tropicale. Parallèlement, la confrontation des mesures obtenues par le télémètre avec les informations colorimétriques d'une photographie aérienne permet de dégager des règles statistiques utilisables pour détecter les types forestiers et l'état structural d'une forêt primaire sur des grandes superficies.

Mots Clefs : Guyane française, forêt tropicale, structure, stratification, canopée, télémètre, hauteur, volume, image aérienne.

### Abstract :

With an optical telemeter devised for this study, the rain forest at "la Piste de St. Elie" in French Guiana is studied as a complex volume distinguishing filled and unfilled volumes as occupied by trees crowns or not. The distribution of these volumes in three different forest types allows to elaborate a continuum from the structure of a twenty years old secondary forest, a perturbed primary forest to an untouched primary forest. In this last type, the same continuum is observed from the gaps in the canopy to parts of the forest where crowns are superposed in three different sets at particular heights. This organisation is the result of the vertical progression of crowns, their horizontal exploration and theirs interactions. A non-cyclic dynamic organisation is proposed to define the functioning of a tropical rain forest. Furthermore, the relationship between telemetric measurements and numeric aerial photography enables to distinguish some statistical variations that may be used to detect forest types and structural state on a large area of primary forest.

Keywords : French Guiana, tropical forest, structure, strata, canopy surface, telemeter, height, volume, aerial photography.